

JAHRBUCH FÜR
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
ERSTE ABTEILUNG

GEGENBAURS
MORPHOLOGISCHES
JAHRBUCH

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve

★

Unter Mitwirkung der Professoren

Dr. DABELOW in Mainz, Dr. STARCK in Frankfurt/Main

Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg/Lahn

★

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. H. BECHER
MÜNSTER/WESTF.

UND

PROF. DR. G. HERTWIG
HALLE (S.)


★

96. BAND

MIT 263 ABBILDUNGEN IM TEXT



LEIPZIG 1956
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT
GEEST & PORTIG K.-G.



Digitized by the Internet Archive
in 2024

Inhalt des Sechsendneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben im Februar 1955

	Seite
<i>Wilhelm Fular</i> , Der Zellersatz in der menschlichen Epidermis . .	1
<i>Dietrich Starck</i> , Die endokraniale Morphologie der Ratiten, besonders der Apterygidae und Dinornithidae. Mit 16 Abbildungen im Text	14
<i>Irmgard Opitz</i> , Funktionelle Strukturen der menschlichen Nasenknorpel. Mit 9 Abbildungen im Text	73
<i>Hans Kretschmann</i> , Variationsstatistische Kernmessungen an den männlichen Geschlechtszellen von <i>Bufo viridis</i> und <i>Bufo vulgaris</i> . Mit 13 Abbildungen im Text	90
<i>Alfred Priesching</i> , Über den linken Schenkel des omphalomesenterialen Arterienringes und seine Persistenz. Mit 3 Abbildungen im Text	106
<i>H. Groß</i> , Anatomische Befunde bei der Dysostosis Craniofacialis (Crouzon). Mit 5 Abbildungen im Text	115
<i>Thydsen Meinertz</i> , Das Rectussystem beim Kaninchen. Mit 5 Abbildungen im Text	126

Zweites und drittes Heft

Ausgegeben im August 1955

<i>Karl-Heinrich Knese</i> , <i>Otto H. Hahne</i> , <i>Hans Biermann</i> , Festigkeitsuntersuchungen an menschlichen Extremitätenknochen. Mit 39 Abbildungen im Text	141
<i>Wolf Herre und Heinz Stephan</i> , Zur postnatalen Morphogenese des Hirnes verschiedener Haushundrassen. Mit 25 Abbildungen im Text	210
<i>Herbert Brettschneider</i> , Hypothalamus und Hypophyse des Pferdes. Mit 75 Abbildungen im Text.	265

Viertes Heft

Ausgegeben im Januar 1956

Seite

<i>E. Blechschmidt</i> , Entwicklungsfunktionelle Untersuchungen am embryonalen Eingeweidesystem. (Bauprinzipien der Darmmuskulatur, Beobachtungen zur Frage der funktionellen Bedeutung des Keilepithels und der ventrikulären Mitosen). Mit 14 Abbildungen im Text	393
<i>H. J. Clemens</i> , Training und Lungenwachstum	417
<i>Thydsen Meinertz</i> , Die Intercostalmuskulatur und ihre Derivate beim Kaninchen. Mit 13 Abbildungen im Text	447
<i>Thydsen Meinertz</i> , Eine Untersuchung über die Pectoralmuskeln beim Kaninchen. Mit 6 Abbildungen im Text	476
<i>Thydsen Meinertz</i> , Die Zungenmuskulatur beim Kaninchen. Mit 3 Abbildungen im Text.	491
<i>Thydsen Meinertz</i> , Hypaxonische und ventro-laterale, mit dem Schultergürtel verbundene Muskeln in der Halsregion beim Kaninchen. Mit 8 Abbildungen im Text	500
<i>Thydsen Meinertz</i> , Das Facialisgebiet beim Elch (<i>Cervus alces</i>). Mit 29 Abbildungen im Text.	523

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Tübingen)

Der Zellersatz in der menschlichen Epidermis¹

Von

Wilhelm Fular

(Eingegangen am 1. Oktober 1953)

A. Frühere Untersuchungen und Fragestellungen

„Wir kennen ein Gewebe erst, wenn wir seine Art zu leben kennen, wenn wir wissen, wie lange seine in Leistung stehenden Zellen leben, wo der Stock teilungsfähig bleibender Zellen sitzt, aus dem die an der Front ausscheidenden immer wieder ersetzt werden“ (R. Wetzel, 1935, S. 27 f.). Diese histogenetische Forderung gilt in ganz besonderem Maße für die Haut mit ihrer starken Oberflächenabnutzung, für die uns noch eine genaue zahlenmäßige Erfassung der Vorgänge bei der Zellvermehrung fehlt.

Wenn wir von dieser speziellen Fragestellung absehen, so liegen über unser Thema im weiteren Sinne folgende Arbeiten vor:

Bei der menschlichen Epidermis ergaben sich Widersprüche hinsichtlich der genauen Lage, der Zeit und der Häufigkeit der Mitosen. So beschreibt Zander 1888 Mitosen in der untersten Lage der menschlichen Epidermis und bemerkt dazu, daß ihre Zahl sehr variabel sei und periodenweise wechsele. Hansemann stellt 1891 fest, daß auf 10 bis 15 Mitosen der untersten Reihe eine in der zweiten fällt, während er in der dritten überhaupt nur ein einziges Mal eine Mitose gefunden hat. Auch Rabl fand 1901 in den basalen Zellen ab und zu Mitosen, seltener in den darüber gelegenen, während er, in den übrigen Schichten unter normalen Verhältnissen kaum jemals Mitosen beobachtete. Einen

¹ Die Arbeit entstand auf Anregung von Prof. R. Wetzel und wurde 1938 abgeschlossen. Im Hinblick auf geplante ergänzende Untersuchungen wurde zunächst die Drucklegung zurückgestellt und dann durch Kriegs- und Nachkriegsverhältnisse bis jetzt verzögert.

ähnlichen Standpunkt vertrat 1892 auch schon Kromayer. Ebenso halten Schaffer und von Moellendorff in ihren Lehrbüchern (1922) die untersten Lagen der Epidermis für die Bildungsstätten der zelligen Elemente durch indirekte Kern- und Zellteilung. Kyrle 1925 möchte im Gegensatz zu allen anderen Autoren die Bezeichnung *Stratum germinativum* nur auf das *Stratum cylindricum* beschränken, da — wie er ausdrücklich betont — man unter normalen Verhältnissen nur in dieser basalen und sonst in keiner anderen Schicht auf Mitosen stoße; Zellteilungen an anderer Stelle würden zu Störungen im normalen Entwicklungsverlauf führen. Im Gegensatz hierzu fand wiederum Thuringer 1924, daß nicht die tiefe Lage, sondern die mittlere und oberflächliche unter dem *Stratum granulosum* die Hauptvermehrungsstätten der Zellen sind. Dieser Beobachtung entsprechen auch meine eigenen Befunde.

Alle Autoren, die sich mit dem normalen Zellersatz in der Haut befassen, bemerken ausdrücklich, wie verhältnismäßig selten man in ihr Mitosen findet. Als Grund hierfür wurde zunächst mangelhafte Fixierung angenommen infolge des langsamen Eindringens der Fixierungsflüssigkeit durch die verhornten Schichten der Epidermis. Aber auch als man deswegen die Epidermis sofort nach dem Tode möglichst nahe der Coriumgrenze abtrug und sogleich fixierte, waren nur wenige Mitosen zu sehen, im vollen Gegensatz zu den Befunden bei einer Psoriasis oder einem Plattenepithelcarcinom. Demnach besteht die Auffassung von der relativen Seltenheit der Mitosen, die dem normalen Zellersatz der Epidermis dienen, zu Recht. Die weitere Erwägung dieses Befundes ließ es verschiedenen Forschern als unmöglich erscheinen, daß diese seltenen Mitosen ausreichen sollten, um den Zellverlust in der Epidermis zu decken. Dementsprechend kamen sie zu der Annahme, daß hier neben der indirekten Teilung auch der direkten eine größere Bedeutung zukomme, als man bisher vermutete. So glaubt Patzelt 1926, daß im Grenzgebiet zwischen *Stratum spinosum* und *granulosum* eine für den Zellersatz nicht unbedeutende amitotische Zellvermehrung stattfinde. Auch Hoepke beobachtete in den höheren Lagen des spitzen Condyloms viele Amitosen und hält deren Vorkommen auch unter normalen Verhältnissen für durchaus wahrscheinlich.

Bei dieser Sachlage erschien es notwendig, den Zellersatz in der menschlichen Epidermis an Hand eigener Beobachtungen neu

zu untersuchen und vor allem auch die größen- und zahlenmäßigen Beziehungen zu beachten, die bisher etwas stiefmütterlich behandelt wurden. Dabei beschränkte ich mich ausschließlich auf die physiologischen Verhältnisse des Zellersatzes, die grundsätzlich von der Regeneration nach Verletzungen zu unterscheiden sind.

So galt es in der vorliegenden Arbeit:

1. Die Flächengröße der oberflächlichsten und der tiefsten Epidermisschichten, sowie Größe und Anzahl ihrer Zellen vergleichend festzustellen.
2. Die Zeit, in welcher eine Lage oberflächlicher Epidermiszellen abgestoßen wird, zu erfassen, woraus auch Handhaben gewonnen werden können für die Frage, wieviele Mutterzellen ersatzliefernde Zellteilungen zu leisten haben.
3. Anhangsweise soll die Frage kurz diskutiert werden, ob der festgestellte Zellverschleiß der Epidermis allein auf mitotischem Wege durch die relativ kurze Mitose im Stratum germinativum gedeckt werden kann.

Im folgenden sollen die Befunde und Ergebnisse der eigenen Untersuchungen an Hand und in der Reihenfolge der hier aufgeworfenen Fragestellungen wiedergegeben werden.

Auf das Feinrelief der Hautoberfläche wird dabei nicht näher eingegangen.

B. Beobachtungsgut und Untersuchungsart

Die für unsere Untersuchungen zur Verfügung stehenden Hautstücke wurden größtenteils in lebensfrischem Zustand fixiert. Sie stammen teils von Decapitierten, die sofort nach dem Tode durch die Karotiden mit Formol-Alkohol fixiert und dann sezirt wurden, teils ist es Operationsmaterial (Selbstversuch). Die untersuchten Hautstücke waren folgenden Stellen entnommen: Brust, Beugeseite des Unterarmes, Ellbogen, Kniescheibe, Fingerbeere und Fußsohle. Zur Beantwortung unserer obigen ersten Frage diente vor allem einerseits die Haut der wenig beanspruchten Beugeseite des Unterarmes und andererseits die Haut der stark beanspruchten Stellen auf Patella und Ellbogen, die alle auch für den Selbstversuch leicht zugänglich sind. Die Hautstückchen wurden sorgfältig zusammen mit dem subcutanen Fett abgetragen, mit Igelstacheln auf Korkscheiben geheftet und in Susa, starker Flemmingscher Lösung oder nach Carnoy fixiert, danach in der aufsteigenden Alkoholreihe entwässert und (über Schwefelkohlenstoff) in Paraffin eingebettet. Die serienweise angefertigten Schnitte — teils senkrecht, teils parallel zur Oberfläche — hatten eine Länge

von etwa 2,5 cm und eine Dicke von 8μ ; im ganzen betrug ihre Zahl 710. — Gefärbt wurden die Schnitte teils mit dem Heidenhainschen Eisenhämatoxylin, teils mit dem Delafieldschen Hämatoxylin und in einer gesättigten Benzopurpurinlösung nachgefärbt. Die Messungen wurden mit Hilfe eines Gitternetzes und des Zeißschen Objektmikrometers ausgeführt. Die von uns verwandte Technik der Markierung der Hautstellen am Lebenden (Selbstversuch) mit Osmiumtetroxyd ist auf S. 8f. angegeben.

C. Eigene Untersuchungen

I. Wie stehen Flächengröße, sowie Zellengröße und Zellenzahl der obersten und der tiefsten Epidermisschicht zueinander?

Im folgenden sei nur eine aus vielen Messungen, nämlich die der Epidermisunterfläche über der *Patella*, herausgegriffen und näher beschrieben. Dabei handelt es sich um unmittelbare Meßwerte einzelner Präparate, also nicht um Durchschnittswerte.

Die meiner Berechnung zugrunde gelegte, etwas vereinfachte Bindegewebsleiste verjüngt sich leicht nach oben und trägt drei, annähernd halbkugelige Papillen mit einem Radius von 25μ und einer Höhe von 30μ . Die Breite der Leiste beträgt an der Basis 290μ und dort, wo die Papillen aufsitzen, ca. 150μ . Diesem Bindegewebskörper sitzt eine Epitheldecke mit ebener Oberfläche auf, deren Flächeninhalt sich mit $50\mu \cdot 290\mu = 14\,500\mu^2$ leicht bestimmen läßt, wenn wir einen Gewebstreifen von $50\mu \cdot 290\mu$ zugrunde legen. Die Berechnung der Kontaktfläche zwischen Bindegewebe und Epithel vereinfachen wir etwas, indem wir die Höhe der halbkugeligen Papillen mit 25μ ansetzen. Wir dürfen das tun, wenn wir bei der Auswertung diese Ungenauigkeit berücksichtigen. Die Kontaktfläche setzt sich nun zusammen aus den drei Halbkugeloberflächen mit dem Radius $r = 25\mu$, dem Rest der Fläche, auf dem die Halbkugeln sitzen und den beiden schrägen Seitenflächen der Bindegewebsleiste. Die Berechnung ergibt für die Kontaktfläche $27\,654\mu^2$. Das heißt, die untere, dem Bindegewebe zugekehrte Fläche des Epithels verhält sich zur oberen, der Abnutzungsfläche, wie $27\,654:14\,500 =$ also etwa wie 2:1. Am Ellbogen erhielt ich ein nur wenig abweichendes Verhältnis.

An der Beugeseite des *Unterarmes* dagegen sind die Papillen so außerordentlich spärlich und flach, daß sich die untere Begrenzungsfläche der Epidermis zur oberen fast wie 1:1 verhält.

Auch an anderen Stellen treten derartige Unterschiede zwischen stark und weniger stark beanspruchter Haut so deutlich zutage, daß sich schon jetzt die Auffassung aufdrängt, die Papillenbildung sei eine Form der Oberflächenvergrößerung, bei der möglichst viele Zellen die gefäßführende „Matrix“ berühren und es seien gerade die zur Teilung bestimmten oder sich teilenden Zellen, die an so bevorzugten Plätzen liegen müssen; je größer der Verschleiß, desto mehr Zellen müssen offensichtlich an der Unterfläche der Epidermis liegen.

Die Zylinderzellen stehen immer senkrecht zur Basalmembran. Es besteht somit nur für die Zellen auf der Höhe einer Papille oder in der Tiefe zwischen zwei Papillen die Möglichkeit, unmittelbar senkrecht in die Höhe zu wachsen. Alle anderen Zellen müssen ihre Richtungen kreuzen und sich zwischen benachbarte Zellschichten einschieben. Ihr Weg ist eine Kurve, die sich ergibt aus der Abschubkomponente senkrecht zur bindegewebigen Grundlage und der Massenverschiebungskomponente in der Richtung zur freien Oberfläche.

Die Anordnung der oberen Epidermiszellen zeigt eine erstaunliche Regelmäßigkeit, die zugleich außerordentlich zweckmäßig ist und dem Körper den größtmöglichen Schutz dadurch verleiht, daß die Zellen immer auf Lücke liegen, einerlei, ob man die Schnitte senkrecht oder parallel zur Oberfläche untersucht. Besonders deutlich kommt dies auch an Schleimhäuten mit geschichtetem Plattenepithel zum Ausdruck, wie z. B. am Ösophagus.

In Kürze sei noch auf eine Ansicht eingegangen, die man gelegentlich vertreten findet, daß die Oberfläche des Stratum corneum deshalb größer als die Unterfläche der Keimschicht sein müsse, weil die von der Oberhaut bekleideten Körperteile im allgemeinen kugelförmig oder zylindrisch gestaltet sind. Auch Zander (1888, S. 89) ist dieser Meinung. Rechnet man mit einem Radius von 6,3 cm für die Krümmung der Haut über dem gebeugten Knie und einer Epidermisdicke von 0,37 cm (Fürbringer 1909, S. 390), so ergibt sich ein Verhältnis des Umfanges vom inneren Kreis zum äußeren wie 1:1,06. Dieser Wert hat nach den vorher aufgezeigten Unterschieden keine Bedeutung und wir haben ihn deshalb in den Berechnungen nicht berücksichtigt.

Im folgenden wurde die Zellengröße in den verschiedenen Epidermisschichten gemessen. Auch hier seien nur Werte einer Stelle

angegeben, wie sie häufig in meinen Befunden wiederkehrten und zwar zunächst auf Schnitten senkrecht zur Hautoberfläche. Die Zahlen der Tabelle 1 geben die durchschnittliche Länge einer Epithelzellenseite parallel zur Hautoberfläche an.

Tabelle 1

Durchschnittliche Seitenlänge der Epidermiszellen parallel zur Hautoberfläche in μ (an Vertikalschnitten bestimmt)

	Knie	Unterarm (Beugeseite)
Str. corneum	29	26
Str. granulosum	32	30
Str. spinosum	8	9,6
Str. cylindricum	5,3	8,4

Die Schnitte parallel zur Hautoberfläche waren schwierig herzustellen. Die Werte der Seitenlänge einer Zelle wurden so gewonnen, daß auf eine bestimmte Anzahl Quadrate des Gitternetzes, deren Größe schon vorher mit Hilfe des Objektmikrometers bestimmt worden war, eine Gruppe von Zellen projiziert wurde. Der bekannte Flächeninhalt der ausgefüllten Quadrate wurde durch die Zahl der darin gelegenen Zellen dividiert und so der durchschnittliche Flächeninhalt einer Zelle berechnet. Um auf die durchschnittliche Länge einer Seite kommen, wurde aus den gefundenen Zahlen die Wurzel gezogen. Daß die in diesem Falle weniger exakte Methode keine allzu großen Fehler ergeben konnte, zeigte das histologische Bild mit den schwach verschobenen, etwa viereckigen Zellumrissen. Das Ergebnis der Messungen war:

Tabelle 2

Durchschnittliche Seitenlänge der Epidermiszellen in μ (in Flachschnitten)

	Knie	Unterarm (Beugeseite)
Str. corneum	32,7	27
Str. granulosum (7—8 Zellagen umfassend)	30	25
Str. spinosum	8,5	9,3
Str. cylindricum	6,1	8,9

Der Vergleich beider Serien (Unterarm, Knie) zeigt, daß an den geschonten Stellen der Haut die oberflächlichen Zellen kleiner und die tiefer gelegenen größer sind als an den beanspruchten Stellen. Zweitens fällt auf, daß bei beiden Serien die Maße der Zylinderzellen in den Vertikalschnitten kleiner sind als in den Flachschnitten. Dies ist so zu erklären, daß bei den Vertikalschnitten die Werte direkt an der Basis gewonnen wurden, was im zweiten Fall natürlich nicht möglich war. Es zeigt dies, daß in den gemessenen Feldern die Zylinderzellen an der Basis schmaler sind als an der Oberfläche. Vermutlich handelt es sich dabei um einen Zufallsbefund, der dadurch bedingt sein kann, daß die Meßfelder an den konvexen Kuppen der Bindegewebspapillen lagen. Es ist an sich geometrisch nicht möglich, solche Zellen zu einem lückenlosen Verband zusammenzufügen, wenn sie auf einer ebenen oder konkaven Unterlage sitzen.

Um das Bild von der Größenordnung der Zellen in der Epidermis, insbesondere der Horn- und Basiszellen, noch deutlicher zu zeichnen, wurde berechnet, wieviele Zellen jeweils auf einen mm^2 Fläche entfallen.

Tabelle 3

Zahl der Epidermiszellen auf 1 mm^2 (Vertikalschnitt).

	Knie	Unterarm (Beugeseite)
Oberfläche des strat. corneum	1189	1479
Unterfläche der Basalzellen	35599	14172

Es kommen somit auf eine Zelle des stratum corneum am Knie 29,9, am Unterarm 9,6 Zellen des stratum cylindricum.

Zur Kontrolle wurden auch die Berechnungen der Schnitte parallel zur Oberfläche herangezogen.

Tabelle 4

Zahl der Epidermiszellen auf 1 mm^2 (im Flachschnitt)

	Knie	Unterarm (Beugeseite)
Oberfläche des str. corneum	935	1372
Unterfläche der Basalzellen	26874	12625

Damit kommen am Knie auf eine Zelle des stratum corneum 28,7, am Unterarm 9,2 Zellen des stratum cylindricum. Aus dem

oben schon auseinandergesetzten Grunde sind die Zahlen in den Flachschnitten etwas niedriger, stimmen aber im wesentlichen mit den Vertikalschnittergebnissen überein.

Für eine Antwort auf die gestellte Frage nach der Größe der Nachschubbasis für eine Hornzelle muß noch die Form der Unterfläche und ihr Größenverhältnis zur Oberfläche berücksichtigt werden. An der Haut des Unterarmes wird die Zahl von 9,6 Zellen des stratum cylindricum auf eine Hornzelle nicht oder nur ganz unbedeutend vermehrt durch die geringe Oberflächenvergrößerung an der Coriumgrenze.

Anders an der Haut auf der Patella: Entfallen hier schon allein nach den Messungen der Größenverhältnisse der einzelnen Zellen auf eine Hornzelle ca. 30 Zylinderzellen, so muß dieser Wert noch mit der Verhältniszahl 2 multipliziert werden, welche den Größenüberschuß der Coriumoberfläche gegenüber der Epidermisoberfläche zum Ausdruck bringt. Das heißt, daß am Knie bei einer durchschnittlichen Verhältniszahl von 2:1 für jede einzelne Hornzelle 60 Basalzellen in Reserve liegen (s. auch S. 11). Dies bedeutet, daß die Zellen des stratum corneum über dem Knie eine ca. 6mal größere Reserve besitzen als die gleichen Zellen am Unterarm.

II. In welcher Zeit wird eine oberflächlichste Lage von Hornzellen abgestoßen?

**Wieviele Zellen der Basis müssen eine Teilung am Tage leisten,
um den Verlust einer Hornzelle zu decken?**

Die bisher angeführten Messungen geben einen Überblick über die Größenverhältnisse der unteren Epidermisfläche zur oberen und das Mengenverhältnis ihrer Zellen. Darüber hinaus sind diese Berechnungen aber auch noch geeignet, uns Anhaltspunkte für die Leistung der Epidermis in der Zellneubildung zu geben. Dabei handelt es sich zunächst um die Frage, in welcher Zeiteinheit eine bestimmte Menge von Zellen abgeschoben und durch andere ersetzt wird.

Für die Frage der Hautabnutzung wurden Selbstversuche mit Vitalfärbung angestellt.

Nach mehreren anderweitigen Versuchen wurde schließlich in der 2%igen Osmiumsäure (Osmiumtetroxyd) ein Mittel gefunden, das die obersten Schichten des stratum corneum färbt. Zustatten kam uns dabei ihre Eigenschaft, daß sie weder einen wahrnehm-

baren Reiz setzt noch die Struktur des Gewebes merkbar verändert.

Um dem Osmiumtetroxyd möglichst gleichmäßige Bedingungen zum Eindringen zu geben, wurden in den Hauptversuchen alle Stellen mit einem ätherbeschickten Wattebausch leicht abgerieben, dann die 2%ige Osmiumsäure 12mal in Abständen von 1 Minute aufgetragen. Die Haut wurde zunächst bräunlich, dann nach 1—2 Tagen schwarz. Am Arm und am Knie nahm nach etwa 10—15 Tagen die Oberfläche einen spiegelnden Glanz an, um dann allmählich abzublassen. Am Ellbogen fanden sich diese Veränderungen in entsprechend kürzerer Zeit. Nach vollkommener Schwärzung wurden an einigen Stellen (diese Versuche sind jeweils eingeklammert angegeben) ein gut sitzender Verband angelegt. Diese Hautstellen unter dem Verband zeigten ebenfalls nach ungefähr 2 Wochen den Glanz, die Oberfläche wurde nach 3 Wochen rissig und die ganzen gefärbten Partien lösten sich in einzelnen dicken Schuppen ab.

Durch Excision, ebenfalls im Selbstversuch, haben wir uns davon überzeugt, daß das Osmiumtetroxyd beim Lebenden gleich tief in die Epidermis eingedrungen ist, wie wir es vorher schon durch Versuche an der Leichenhaut festgestellt hatten; durchschnittlich waren an der Innenfläche des Unterarmes 10, an der Haut über der Patella (mehr in der Apexgegend) und am Ellbogen 25 Zellschichten des stratum corneum gefärbt.

Tabelle 5

Selbstreinigung¹ der Haut nach Färbung mit 2%igem Osmiumtetroxyd

1. Unterarm (Beugeseite)

Färbung von 10 Zellschichten mit 2%igem Osmiumtetroxyd am	von selbst gereinigt am	Tage
31. 3.	8. 5.	38
5. 4.	10. 5. (13. 5. ²)	35 (38)
5. 4.	8. 5. (15. 5.)	33 (40)
14. 6.	24. 7.	40
14. 6.	21. 7.	37
8. 9.	17. 10.	39

¹ Die Befunde, die von Volkmann 1949 in ähnlicher Fragestellung am Kleinfingerballen erhoben hat, lassen sich der anderen Methode wegen nicht ohne weiteres mit unseren Ergebnissen vergleichen.

² Die eingeklammerten Zahlen gelten für Versuche, bei denen nach der Osmiumsäurebehandlung ein gut sitzender Verband angelegt worden war.

2. Haut über dem Knie (Apexgegend)

Färbung von 25 Zellschichten mit 2%igem Osmiumtetroxyd am	von selbst gereinigt am	Tage
30. 3.	16. 4.	17
30. 3.	20. 4.	21
3. 5.	25. 5.	22
3. 5.	27. 5.	24
14. 6.	3. 7.	19
14. 6.	2. 7.	18

3. Haut am Ellenbogen

30. 3.	8. 4.	9
30. 3.	10. 4.	11
3. 5.	15. 5.	12
3. 5.	13. 5.	10
14. 6.	24. 6.	10
14. 6.	27. 6.	13

Die Versuchsreihen zeigen, daß die Abstoßung der als gefärbt zu rechnenden Hornzellschichten an den drei verschiedenen Hautstellen sehr verschiedene, an jeder Hautstelle aber in allen Versuchen jeweils fast die gleiche Zeit braucht. Am Unterarm werden 10 Schichten in rund 40, 25 Schichten also in rund 100 Tagen abgestoßen; die 25 Schichten am Knie in rund 20, am Ellbogen in rund 10 Tagen. Der Unterschied zwischen „beanspruchter“ und „nicht beanspruchter“ Hautoberfläche ist also groß; dabei besteht nun auch noch eine Verschiedenheit zwischen dem Knie, das 5mal, und dem Ellbogen, der 10mal so rasch „abstößt“ wie der Unterarm (Beugeseite).

Dem Verlust durch Abstoßung entsprechend muß am Unterarm (Beugeseite) nur etwa alle 4 Tage eine oberste Zellschicht ersetzt werden. Da auf eine oberste Hornzelle hier etwa 10 Basalzellen kommen, muß sich alle 4 Tage von 10 Zellen nur eine teilen, oder eine Zellteilung muß von 40 Zellen je Tag aufgebracht werden, wenn wir zunächst einmal annehmen wollen, daß nur die Basalzellen die Zellvermehrung durchführen. Sehr viel rascher geht die Abstoßung am Knie und Ellbogen vor sich. Der relativ starke Zellverlust an den beiden letztgenannten Körperstellen wird schon durch die größere Zahl der einer Hornzelle entsprechenden Basalzellen gut ausgeglichen. Da am Ellbogen im Tage durchschnittlich etwa 2.5 Hornschichten verlorengehen und jeder Horn-

zelle an Größe etwa 30, unter Berücksichtigung der 2mal größeren Basalfläche 60 Basalzellen entsprechen, so haben diese 60 Zellen am Tag 2,5 Zellen zu liefern und von 24 Basalzellen ist damit nur eine Zellteilung je Tag aufzubringen. Am Knie fallen bei doppelt so langsamer Abstoßung und ebenfalls ca. 2mal größerer Basalfläche 60 Basalzellen auf eine Hornzelle; diese 60 Zellen müssen am Tag für 1,25 Schichten Verlust aufkommen und eine Zellteilung am Tag muß damit sogar erst von 48 Zellen aufgebracht werden.

Somit ist, vor allem durch den Ausgleich der vergrößerten „Basalreserve“ an den stärker beanspruchten Hautstellen, die Belastung der Basalzellen mit Zellteilungen überraschend gering. In einer anderen als der bisherigen Ausdrucksweise können wir sagen, daß eine Basalzelle am Unterarm (Beugeseite) nur 9mal, am Ellbogen 15mal, am Knie ca. 8mal im Jahr sich zu teilen braucht, um den Zellverschleiß zu decken.

III. Beziehung zwischen Abnützung der Epidermis und der für den Zellersatz zu fordernden Mitosetätigkeit

Bisher habe ich der Einfachheit halber angenommen, daß die Ersatzmitosen ausschließlich im Stratum cylindricum stattfinden. Das ist auch die Meinung von Kyrle (1925), der, wie in der Einleitung erwähnt, deshalb das Stratum cylindricum allein als Stratum germinativum bezeichnet. Er befindet sich damit im Widerspruch zu sämtlichen übrigen Forschern, die auch im Stratum spinosum Mitosen gefunden haben und denen ich mich auf Grund meiner eigenen Befunde anschließe.

Wenn wir für die tiefen Schichten des Stratum spinosum nur ebensoviel Mitosen annehmen wie für das Stratum cylindricum, so brauchen die Zellen des Stratum cylindricum, um genügend Ersatz zu liefern, nur halb so oft sich zu teilen als von mir S. 11 berechnet wurde.

Rechnen wir die Werte von den 3 verschiedenen Hautstellen (40, 24 und 48) zu einem Durchschnitt von 37,3 zusammen, so sind es $37,3 \times 2 = 75$ Zellen des Stratum cylindricum, auf die nach meiner Berechnung eine Mitose am Tag zu entfallen hätte. Das bedeutet, daß jede in Frage kommende Zelle des stratum cylindricum sich nur 5mal im Jahr teilen müßte, damit die Abnutzung ausgeglichen würde.

Wenn wir die Dauer der Mitose durchschnittlich mit einer Stunde annehmen (die Literaturangaben für die Warmblüter schwanken nach Beobachtungen an Gewebskulturen zwischen $1\frac{1}{2}$ bis 3 Stunden für den gesamten Zellteilungsvorgang) so ist die Wahrscheinlichkeit, daß wir im Schnittpräparat eine Zelle in der Mitose antreffen bzw. als in der Mitose befindlich diagnostizieren können, = ca. $1/24$ zu setzen, falls sich die Zelle einmal am Tage teilt und die Mitosehäufigkeit zu allen Tageszeiten dieselbe ist.

Da nach meinen Berechnungen aber nur jede 75. Zelle sich pro Tag teilen muß, damit ausreichender Ersatz für den Zellverschleiß geschaffen wird, so steht zu erwarten, daß wir im Schnitt nur eine von je 1800 Zellen (75×24) des stratum cylindricum in Teilung antreffen.

Leider war es mir nicht möglich, ein genügend umfangreiches histologisches Material von den für die Prüfung der Abnutzungsquote von mir untersuchten verschiedenen Hautstellen zusammenzubringen, um daraus die Zahl der in der Epidermis tatsächlich vorkommenden Zuteilungen zu ermitteln; denn es hätte ja unbedingt zu verschiedenen Tageszeiten fixiertes Material zu solchen statistischen Untersuchungen herangezogen werden müssen. Aber ich glaube doch abschließend sagen zu können, daß die relativ seltenen Mitosen in der Epidermis auf Grund meiner Untersuchungen für den normalen Zellersatz vollauf genügen, und die Notwendigkeit der Annahme amitotischer Kernteilungen für den Zellersatz in der Epidermis damit entfällt.

Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse

1. Die untere dem Bindegewebe zugekehrte Kontaktfläche der Epidermis verhält sich zu der Oberflächen-Abnutzungsfläche an der stark beanspruchten Haut über der Patella und dem Ellbogen infolge der dort vorkommenden hohen Papillen wie 2:1, an der Beugeseite des Unterarmes dagegen wegen der dort kurzen niedrigen Papillen fast wie 1:1.
2. Vergleichende Zellgrößenmessungen zeigen, daß am Knie auf eine Zelle des Stratum corneum 30, an der Unterarmbeugeseite nur 10 Zellen des Stratum cylindricum kommen (s. S. 7).
3. Aus 1 und 2 folgt, daß an der Patella 60, an der Unterarmbeugeseite dagegen nur 10 Zellen des Stratum cylindricum

unter einer Oberflächenzelle des Stratum corneum als Ersatzmöglichkeit zur Verfügung stehen.

4. Im Selbstversuch wird mittels Schwärzung der Zelle des Stratum corneum durch Osmiumsäure festgestellt, daß 25 Schichten des Stratum corneum an der Unterarmbeugeseite in 100 Tagen, am Knie in 20 Tagen und am Ellbogen in 10 Tagen abgestoßen werden.
5. Aus 3 und 4 folgt, daß zur Deckung des Zellverschleißes eine Zellteilung pro Tag am Ellbogen von 24 Zellen, am Unterarm von 40 Zellen, am Knie von 48 Zellen des Stratum cylindricum aufgebracht werden muß. Somit ist, vor allem durch Ausgleich durch die vergrößerte Basalreserve an den stärker beanspruchten Hautstellen, die Belastung der Zellen des Stratum cylindricum mit Zellteilungen überraschend gering.

Schrifttum

Fürbringer, M.: Gegenbaurs Lehrbuch der Anatomie des Menschen I, 8. Auflage, Leipzig 1909. — Hanseemann, D.: Über Zellteilung in der menschlichen Epidermis. Festschrift f. R. Virchow z. 71. Geburtstag. Verlag G. Reiner, Berlin 1891. — Heidenhain, M.: Über die gegenseitige Entsprechung von Epidermis- und Coriumleisten. Anat. H. **30** (1906) 419ff. — Hoepke, H.: Handbuch der mikr. Anat. d. Menschen **3**, I (1927) 1 bis 116; Hist. Technik der Haut, Hdb. d. Haut- und Geschl.-Krankh. Jadassohn 1929. — Kromayer, E.: Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Arch. mikrosk. Anat. **39** (1892) 141—150. — Kyrle, J.: Vorlesungen über Histobiologie der menschl. Haut und ihrer Erkrankungen. Berlin 1925. — v. Möllendorff-Stöhr: Lehrbuch der Histologie. Jena 1922. — Patzelt, V.: Zum Bau der menschl. Epidermis. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **5** (1926) 371. — Rabl, H.: Histologie der normalen Haut des Menschen, in Mraček's Handb. d. Hautkrankheiten. Wien 1901. — Schaffer, J.: Lehrbuch der Histologie u. d. Histogenese. Leipzig 1922. — Thuringer, J. M.: Regeneration of stratified squamous epithelium. Anat. Rec. **28** (1924) 31—37. — v. Volkmann, R.: Versuche zur Feststellung der Erneuerungsdauer geschichteter Plattenepithelien. Anat. Nachr. **1** (1949) 86—88. — Wetzell, R.: Anatomie als Wissenschaft vom Menschen. G. Fischer, Jena. 1935. — Zander, R.: Der Bau der menschl. Epidermis II. Arch. Anat. (1888) 51—96.

(Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität
Frankfurt am Main)

Die endokraniale Morphologie der Ratiten, besonders der Apterygidae und Dinornithidae¹⁾

Von

Dietrich Starck

Mit 16 Abbildungen im Text

1. Einleitung, Material und Methode

Untersuchungen aus der letzten Zeit über Fragen des Formwandels des Säugetier- und Vogelschädels, besonders über die Formbildung der Basis und die Knickungstypen (Barnikol 1952, Hofer 1952, 1953, Kummer 1952, 1953, Lang 1952, Starck 1952, 1953) haben eine Reihe interessanter Tatbestände aufdecken können und zahlreiche Beziehungen unter neuem Gesichtswinkel betrachten gelehrt. Dabei erwies sich einmal die Untersuchung ancestraler Typen (Hofer *Marsupialier*, Starck *Prosimier*) für das Problem als bedeutungsvoll. Andererseits brachte aber gerade auch die Untersuchung speziell adaptierter und hoch evoluerter Formen (Hofer *Megaladapis*, Starck *Tarsius*, *Daubentonia*, extremwüchsige Hunderassen) sehr wichtige Aufschlüsse. Die vorliegende Arbeit beabsichtigt, an einer phylogenetisch alten Vogelgruppe, den Ratiten, die craniocerebralen Beziehungen und die Knickungsverhältnisse des Schädels zu überprüfen, da die wenigen Angaben im Schrifttum widerspruchsvoll sind. Damit soll eine Grundlage für weitere Untersuchungen an spezialisierten Carinaten geschaffen werden. Andererseits sollte das von uns bereits für verschiedene Säugetiere behandelte Problem nunmehr an einem Wirbeltierstamm untersucht werden, der infolge seiner ganz andersartigen Hirnorganisation, infolge der Dominanz der optischen Systeme und

¹⁾ Ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

der Rückbildung des Riechapparates eine andere Ausgangssituation bot. Gegenüber den Säugetieren erscheinen die Vögel in Hinblick auf Hirnmorphologie und Endocranium bei oberflächlicher Betrachtung sehr einförmig. Dennoch bestehen zahlreiche und tiefgreifende Unterschiede zwischen den einzelnen Ordnungen und Familien, wenn auch extreme Anpassungstypen selten sind. Dieser Tatbestand wurde von L. Edinger (1903) bereits klar erkannt. Die *Ratiten* wurden mit Vorbedacht als erste Gruppe genauer untersucht, weil die fossilen Riesenstrauße von Neuseeland (*Dinornithes*) und die Kiwis (*Apteryges*) eine im Vogelstamm einmalige Ausbildung des Riechapparates und eine außergewöhnlich schwache Ausbildung des optischen Apparates zeigen. Andererseits bot diese Gruppe eine interessante Analogie zu unseren Untersuchungen an groß- und kleinwüchsigen Formen (Zwerghunde, Halbaffen) innerhalb eines Formenkreises, denn die Straußenvögel, insbesondere viele der fossilen Formen sind Riesenformen. Andererseits ist *Apteryx* knapp mittelgroß.

Material und Methode

Unserer Untersuchung liegen zugrunde die mit Weichteilen konservierten Köpfe (Formol oder Alkohol) von

3 *Struthio camelus* L.

2 *Rhea americana* L.

1 *Dromaeus novaehollandiae* Lath.

1 *Casuarus spec.*

mazerierte Schädel:

3 *Struthio camelus* erw., 1 Pullus.

1 *Rhea americana* L.

2 *Dromaeus novae hollandiae* Lath. Pulli.

2 *Apteryx mantelli* Bartl.

1 *Apteryx australis* Shaw.

Fossilmaterial (aus dem Naturhistor. Museum Geolog. Palaeontol. Abt. Wien):

1 *Dinornis ingens* Owen vollständiger Hirnschädel.

Canterbury Südinsel Neuseeland. Größte Breite der Postorbitalfortsätze: 108 mm.

3 *Euryapteryx gravis* = *Emeus crassus* Owen 1846. Diese Stücke erhielt ich unter der Bezeichnung *Euryapteryx rheides* Owen. Nach Lambrecht 1933 gibt es *Euryapteryx rheides* nur als Synonym für *Euryapteryx gravipes* Lydekker 1891. Frl. Edinger macht mich liebenswürdigerweise auf die Monographie von Oliver 1949 aufmerksam. Danach ist diese Species synonym zu *Euryapteryx gravis*. Über die ab-

solute Körpergröße der von uns untersuchten Individuen ist nichts bekannt. Sicher ist, daß Euryapteryx wesentlich kleiner war als Dinornis ignis. Nach Lambrecht beträgt die maximale Länge für

Femur	Tibiotarsus	Tarsometatarsus
E. gravipes 247 (240—260)	444 (420—450)	190 (190—200)
Dinornis ignis 366, 368 Eur. gravis nach Oliver bis 296	703, 775, 710, 737 bis 502	315, 369, 380, 394 bis 233

Schädelänge f. Euryapt. gravis nach Oliver 128—143 mm.

Die Euryapteryxschädel stammten alle aus der Provinz Canterbury Südinse Neuseeland. Ein Stück war vollständig bis auf den Boden der Fossa hypophyseos. Die beiden anderen Stücke waren stärker defekt. Der abgebildete Ausguß stammt von dem erstgenannten Stück.

Außerdem stand mir eine umfangreiche Sammlung von Vogelhirnen und Köpfen mit Gehirn in situ aus allen Ordnungen zur Verfügung. Darunter befanden sich 3 gut fixierte Gehirne von *Struthio camelus* (1 ♀, 2 ♂) und mehrere Köpfe von *Tinamiformes* (*Tinamus tao* Tem., *Crypturellus strigulosus* und *undulatus*, *Rhynchotus rufescens* Tem.) Für Überlassung von Material habe ich zu danken den Herren Dr. Hofer Gießen/Wien, Dr. H. Sick Rio de Janeiro.

Vor allem aber gebührt mein besonderer Dank Herrn Dr. Bachmayer naturhist. Museum, geolog. palaeontol. Abt. Wien für die Möglichkeit, Material der fossilen neuseeländischen Riesenstrauße untersuchen zu können.

Wie bereits in den früheren Untersuchungen betont, erweist es sich als dringend notwendig, neben dem möglichst in situ fixierten Gehirn und dem Schädel auch Ausgüsse des Endocraniums zu untersuchen, wenn man exakte Aussagen über die wechselseitigen Korrelationen machen will. Allerdings sind nicht alle Wirbeltierklassen wegen des verschieden weiten Epiduralspaltes geeignet, Rückschlüsse vom Endocranium auf die Hirnform zu gestatten. Bei den Vögeln ist, wie bekannt, der Ausguß des Endocraniums ein sehr getreues Abbild der Hirnform (T. Edinger 1929, 1941). Ausgüsse wurden mit einem Phenolkunstharz gemacht, welches den Vorteil bot, selbst feinste Reliefeigentümlichkeiten und Nerven-Gefäßkanäle getreu abzuformen. Von diesen Positivabgüssen wurde ein Negativ in einem Spezialhartwachs hergestellt, das schließlich mit einem feinen Gips ausgegossen wurde. Für die Herstellung von Sagittalschnitten von Köpfen mit Hirn in situ benutzte ich wieder die Methode von Hochstetter (1942) mit nachfolgender Chromierung. Schnitte durch zerbrechliche mazerierte Schädel wurden in der Weise hergestellt, daß der Schädel in Paraffin eingebettet wurde und der Block mit der Laubsäge oder einem speziellen Ansatzstück einer zahnärztlichen Bohrmaschine zerlegt wurde. Die Zeichnungen fertigte Herr Poike in dankenswerter Weise an.

2. Das Gehirn der Dinornithidae

Unsere Kenntnisse des Gehirns von Moas basieren im wesentlichen auf den kurzen Angaben von R. Owen 1872 (Abbildung des Ausgusses von *Dinornis*) und von T. Edinger (1928 *Anomalapteryx*). Ausführlichere Untersuchungen liegen über das Gehirn der madagassischen Riesenstraube (*Aepyornithes* T. Edinger 1941) vor. Edinger konnte die Endocranien von *Aepyornis maximus*, *Ae. hildebrandti*, *Ae. medius* und *Mullerornis*, einer kleinen Form, untersuchen. Unseren eigenen Untersuchungen lag 1 Cranium von der großen Art *Dinornis ingens* OWEN und 3 Cranien der kleineren Species *Eurypteryx gravis* OWEN zugrunde. Eine neue Bearbeitung des *Dinornis* Gehirnes unter Verwendung neuer leistungsfähiger Ausgußmethoden und unter neuen Fragestellungen erscheint in Hinblick auf die wertvollen Resultate von T. Edinger an *Aepyornithes* erwünscht, zumal uns auch daran lag, die Morphologie der Schädelbasis und die Knickungsverhältnisse des Schädels kennenzulernen.

Außerdem erwies es sich als notwendig, die grobe Morphologie des Gehirnes und des Endocraniums der rezenten *Ratiten* und besonders der *Apteryges* zu untersuchen, da unsere Kenntnisse von diesen rezenten Formen noch sehr unvollständig sind. Im Gegensatz zu den niederen Wirbeltieren und zu einigen Säugern (Elefant, Pongiden, Homo) bietet der Ausguß des Hirnraumes bei Vögeln einen völlig naturgetreuen Abdruck des Gehirns, der selbst feine Reliefeigentümlichkeiten zu erkennen gestattet. Wir haben uns an mehreren Vogelcranien (Eulen, *Struthio*) von denen uns neben dem Schädel das Gehirn und der Schädelausguß vorlagen, von dieser Tatsache überzeugen können (Abb. 1, 2).

Für eine genaue Bearbeitung der äußeren Morphologie des Gehirnes erweist sich der Ausguß vielfach als wertvoller, als das Gehirn selbst, jedenfalls wenn nur Gehirne vorliegen, die nicht in situ gehärtet wurden, da die Deformierungen bei der Entnahme und beim Einlegen in die Konservierungsflüssigkeit trotz vorsichtigster Behandlung doch recht groß sind. Exakte Angaben über Form und Lage der Riechlappen beispielsweise sind nur am Ausguß zu gewinnen. Allerdings soll bereits jetzt betont werden, daß an zwei Stellen ziemlich regelmäßig Differenzen zwischen Gehirn und Ausguß vorkommen, u. z. sind diese beiden Stellen von besonderer Wichtigkeit.

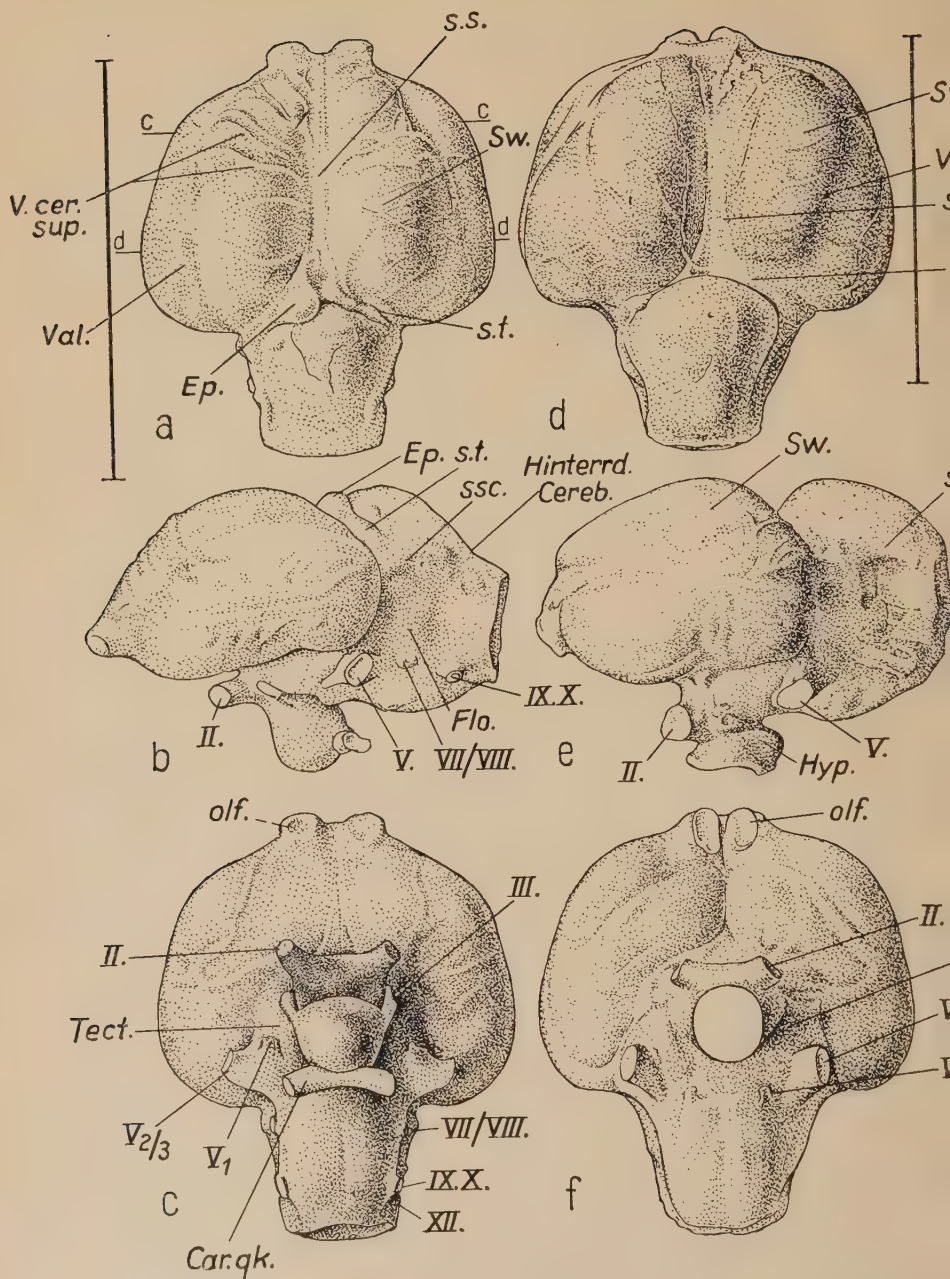


Abb. 1. Der Ausguß der Hirnschädelhöhle von *Dinornis ingens*. Owen (a, b, c) und von *Euryapteryx gravis* (d, e, f) in der Ansicht von dorsal (a, d) von lateral links (b, e) und von basal (c, f), a, b, c um $\frac{1}{16}$ verkleinert gegen nat. Gr. d, e, f um $\frac{1}{2}$ vergrößert gegen nat. Gr. Die Maßstäbe neben Abb. a und d geben die nat. Länge an

Einmal handelt es sich um die Hypophysengrube, die bei Vögeln oft viel geräumiger ist als die Hypophyse, da außerordentlich weiflumige Venensinus ebenfalls in der Fossa hypophyseos liegen. Diese sind am Ausguß nicht gegen die Hypophyse selbst abgrenzbar. Messungen am Ausguß der Hypophysengrube bei Vögeln geben kein Maß für die Größe der Hypophyse. Ich schätze nach meinen Beobachtungen, daß die Differenz bis zu 50% betragen mag. Weiterhin gibt der Ausguß des Foramen occipitale magnum und der dicht davor gelegenen Partien kein Maß für Durchmesser und Lage der Medulla oblongata, da das Rautenhirn hier von sehr voluminösen Cisternen umgeben ist.

Telencephalon

Eine Betrachtung des Schädelausgusses von dorsal her (Abb. 1 a, d) zeigt sofort das Besondere des *Dinornithiden* Gehirns, nämlich seine auffallende vordere Breite. Dabei ist das Gehirn im ganzen außergewöhnlich langgestreckt und nur flach gewölbt. Der Eindruck ist zwar der eines typischen Vogelgehirnes, doch besteht kaum eine Formähnlichkeit zu einer speziellen Gruppe. Im Gegensatz dazu schließen sich die *Aepyornithes* viel enger an rezente Vögel an. Edinger bezeichnet das *Aepyornis*-Gehirn direkt als straußenähnlich. Das Verhältnis der Breite (beide Hemispheren) zur größten Länge beträgt für *Dinornis* *ing.*: 1,3 : 1, *Euryapt. gravis*: 1,45 : 1.

Edinger gibt für *Aepyornithes* an 1,3:1 (*hildebr.* und *medius*), 1,4:1 (*hildebr.* und *max.*) 1,5:1 (*Mullerorn.* und *maximus*).

Für rezente Vögel finde ich folgende Werte

<i>Struthio</i> 1,5:1,	<i>Buteo buteo</i> 1,2:1,
<i>Rhea</i> 1,3:1,	<i>Cacatua galerita</i> 0,9:1,
<i>Apteryx austr.</i> 0,8:1	<i>Strix aluco</i> 1,5:1,
<i>Tinamus tao</i> 1,3:1,	<i>Bubo bubo</i> 1,6:1,
<i>Phasianus colchicus</i> 1:1	<i>Athene noctua</i> 1,4:1,
<i>Anas boschas</i> 1,1:1,	<i>Tyto alba</i> 1,3:1.

Craigie findet bei einem *Apteryx*hirn Werte von 1,08:1 und mißt an Hunter's Abbildungen 1:1, bei Parker 0,79:1 für *A. bulleri* (s. S. 36) Für Papageien gibt C. Werte von 0,92:1 bis 1,09:1 an.

Diese Werte sind gewiß interessant, da sie etwa die relativ lange Form des Endhirns bei *Apteryx* und Papageien deutlich machen oder die Sonderstellung von *Tyto* unter den *Striges* betonen.

Sie sagen aber nichts aus über die besondere Form des Telencephalon, wie etwa über die große vordere Breite des *Dinornithiden*-Gehirnes. Eine Betrachtung der Basisansicht (Abb. 1 c, f) lehrt, daß diese Verbreiterung im wesentlichen auf eine besondere Massenentfaltung der Area parolfactoria zurückzuführen ist und somit in Korrelation zu dem gut ausgebildeten Lobus olfactorius steht.

Wenn wir also bei *Dinornis* und *Aepyornis* oder teilweise auch bei rezenten *Carinaten* gleiche Werte finden, so wird die spezifische Form durch derartige Messungen nicht erfaßt. Eindrucks-

Tabelle A
Messungen an den Ausgüssen von Endocranien
(Meßpunkte nach Küenzi 1918, z. T. modifiziert)

Länge des Gehirns vom frontalen Pol bis in Höhe des Vagusursprunges (ausschließlich Riechlappen ¹⁾)	Dinornis ingens 50 mm	Eury- apteryx gravis 39 mm	Apteryx australis 34 mm	Struthio camelus 47 mm
Größte Breite in den hinteren Partien des Telencephalon	52	46	31	53
Größte Höhe des Telencephalon in Höhe des Opticus Abganges jedoch ohne Opticus und ohne Hypophyse	26	21	20	33
Tectum größte Länge (schräg s. Küenzi)	—	—	—	14
Tectum größte Breite	—	—	—	11
Tectum größte Höhe (schräg)	—	—	—	15
Lobus olfactorius größte Höhe (bei Apteryx ist die morphologische Höhe wegen der horizontalen Lage = „Länge“)	4,5	5	10	2,5
Lobus olfactorius Breiten-durchmesser	4	3	8	1,5
Cerebellum größte Länge	25	21	12	26
Cerebellum größte Breite	25	21	11	22
Cerebellum größte Höhe	19	22	9	20

¹⁾ Küenzi mißt die Hirnlänge bis zum Abgang des ersten Cervikalnerven. Wegen der Nachweisbarkeit am Endocranium wählen wir statt dessen den X-abgang.

Tabelle B
Messungen an den Ausgüssen der Hypophysenregion

Größte Länge der Hypophysengrube, gemessen von der Projektionsstelle des Vorderrandes des Foramen opticum auf die Medianebene bis zum kaudalsten Punkt	Dinornis 19 mm	Euryapteryx 15 mm	Apteryx 6 mm	Struthio 15 mm
Größte Länge des Ausgusses der Fossa hypophyseos ohne Opticus aber mit Abdruck der Carotisquerkommissur	15	—	± 4 mm	12
dasselbe, ohne Carotisquerkommissur	13	10	± 4 mm	12
Größte Höhe des Ausgusses der Hypophysengrube ohne Stiel und ohne opticus	7	—	3,5	8
Größte Höhe Opticus-Hypophysengrube	16	(± 14 ?)	4,5	13

Tabelle C
Volumenbestimmungen an Ausgüssen von Endocranien

	Dinornis ingens	Euryapteryx gra.	Apteryx australis	Apteryx mantelli	Struthio camelus
Telencephalon (ohne Hypophysengrube)	25 ccm	15 ccm	11 ccm	—	25 ccm
Hirnstamm inkl. Cerebellum	16	9	3	—	15
Cerebellum	6	—	—	—	5
Hypophysengrube bis Oberrand d. For. opticum	1,1	0,65	—	0,13	0,8
Hypophysengrube ohne opticus Abschnitt	0,75	—	—	—	—
Gesamtausguß	42,1 ccm	24,1 ccm	14 ccm	8,5	40,8

voller sind die relativen Werte für die Höhe des Endhirns. Diese beträgt für *Dinornis* $\frac{1}{2}$, für *Euryapteryx* $\frac{2}{3}$ der größten Endhirnlänge.

Für *Aepyornithes* gibt Edinger Werte an von $\frac{3}{4}$ für große und $\frac{5}{7}$ für die kleinen Formen. Ich finde folgende Werte: *Apteryx* $\frac{1}{2}$, *Struthio* $\frac{5}{6}$.

Tabelle D

Messungen an fixierten Gehirnen von *Struthio camelus* (erwachsene Tiere)

	Struthio I ♀ Formol 1:4	Struthio II ♂ Formol 1:4 · 3 $\frac{1}{2}$ Jahre alt	Struthio III ♂ FEA
Größte Hirnlänge (Frontalpol bis in Höhe des Vagusursprungs)	54 mm	52 mm	50 mm
Größte Breite in den hinteren Partien des Endhirns	40 mm	40 mm	48 mm
Größte Höhe des Endhirns in Opticusniveau	25 mm	22 mm	37 mm
Tectum größte Länge (schräg)	12 mm	10 mm	12 mm
Tectum größte Breite	9 mm	11 mm	11 mm
Tectum größte Höhe	14 mm	16 mm	15 mm
Cerebellum größte Länge	29 mm	28 mm	27 mm
Cerebellum größte Breite	20 mm	19 mm	19 mm
Cerebellum größte Höhe	24 mm	21 mm	20 mm

Volumenbestimmungen wurden in der Weise durchgeführt, daß Paraffinausgüsse des Craniums angefertigt wurden. Das Volumen wurde für die ganzen Ausgüsse und für die den einzelnen Hirnteilen entsprechenden Abschnitte durch Wasserverdrängung bestimmt. Daneben wurden für das ganze Hirncavum und gesondert für die Hypophysengrube Volumenmessungen durch Wägung von eingefüllten Sand (Eieruhrensand) von bekanntem spezifischen Gewicht durchgeführt. Die mit beiden Methoden gewonnenen Werte entsprachen sich sehr gut.

Die Bestimmungen wurden mehrfach an verschiedenen Tagen von 2 Personen unabhängig ausgeführt. Die Ergebnisse zeigt Tabelle C. Es ergibt sich also hieraus, daß das Volumen des Telencephalon für *Dinornis* 58 %, für *Euryapteryx* und *Struthio* 62 % und für *Apteryx australis* 76 % des ganzen Hirnvolumens beträgt. Nach den Angaben über das Frischgewicht der Hirnteile bei Sutter 1943 ergibt sich für *Gallus gallus* L. und *Phasianus colchicus* L. ein Anteil des Telencephalon am Gesamthirn von 58 %, bei *Sturnus vulgaris* L. von 66 %. Beziehungen zwischen

Hirngewicht und absoluter Körpergröße lassen sich nicht mit Sicherheit angeben, da exakte Gewichtsangaben im Schrifttum fehlen. Das Gewicht eines erwachsenen *Struthio* beträgt nach Amadon 1947 etwa 300 pounds (= 136 kg). Der gleiche Autor berechnet das Gewicht von *Aepyornis maximus* auf 438 kg und das der größten *Dinornis*-Arten auf 236 kg.

Euryapteryx dürfte im Gewicht zwischen *Struthio* und *Rhea* stehen. Das Gewicht des Kiwi wird im Schrifttum (Amadon, Heinroth) auf etwa 2,5 kg geschätzt (exakte Angaben liegen scheinbar nicht vor). Die von uns untersuchte *Dinornis*-Art (*ingens*) ist erheblich kleiner als *D. maximus*, die den Angaben von Amadon zugrunde liegt. Größenordnungsmäßig dürften also Hirn- und Körpergewicht von *Struthio* und *Dinornis ingens* sich etwa entsprechen. Ebenso bestehen keine auffallenden Unterschiede in der relativen Größe des Endhirns. Die Angaben zeigen deutlich die Zunahme des relativen Hirngewichtes bei der Zwergform (Kiwi).

Das Körpergewicht beträgt beim Kiwi etwa das 170fache, beim Strauß das 3000fache des Hirngewichts, wenn wir ein spezifisches Gewicht von 1,03 für das Gehirn dieser Berechnung zugrunde legen (Stephan 1951). Die Bulbi olfactorii sind recht gut entwickelt. Sie sind durch einen für Vögel relativ weiten Abstand voneinander getrennt (*Dinornis ingens* 5 mm, *Euryap. rheides* 2 mm) und liegen am rostralen Ende des Endhirnes, sind also nicht überlagert (Abb. 1 a, c, d, f, vgl. mit Abb. 2 a, c). Wenn wir von *Apteryx* absehen (cf. pg. 35) ist dies Bild ganz ungewöhnlich. Auch die Dimensionen der Riechlappen sind außerordentlich (*Din. ing.*: 4,5:4 mm, *Euryapt. gravis.*: 5:3 mm).

Bei *Aepyornithes* gleicht das Bild der Riechlappen wesentlich mehr dem typischen Verhalten rezenter Vögel (Edinger 1941) u. z. scheint *Mullerornis* dem Typ der rezenten Strauße am nächsten zu kommen, während *Aepyornis maximus* relativ mächtige Riechlappen besitzt. In jedem Falle aber stehen die beiden Bulbi olfact. bei den madagassischen Formen eng benachbart.

Bei der Betrachtung des Telencephalon von dorsal fällt sofort der mächtige Sagittalwulst und die ausgeprägte Vallecule auf (Abb. 1 a, d, vgl. mit Abb. 2 a, d). Der Sagittalwulst entspricht nach L. Edinger jener Zone, in der das Pallium frei ist, d. h. nach unten hin an Ventrikel grenzt. Eine Strukturgrenze soll auch nach T. Edinger durch die Vallecule nicht angegeben

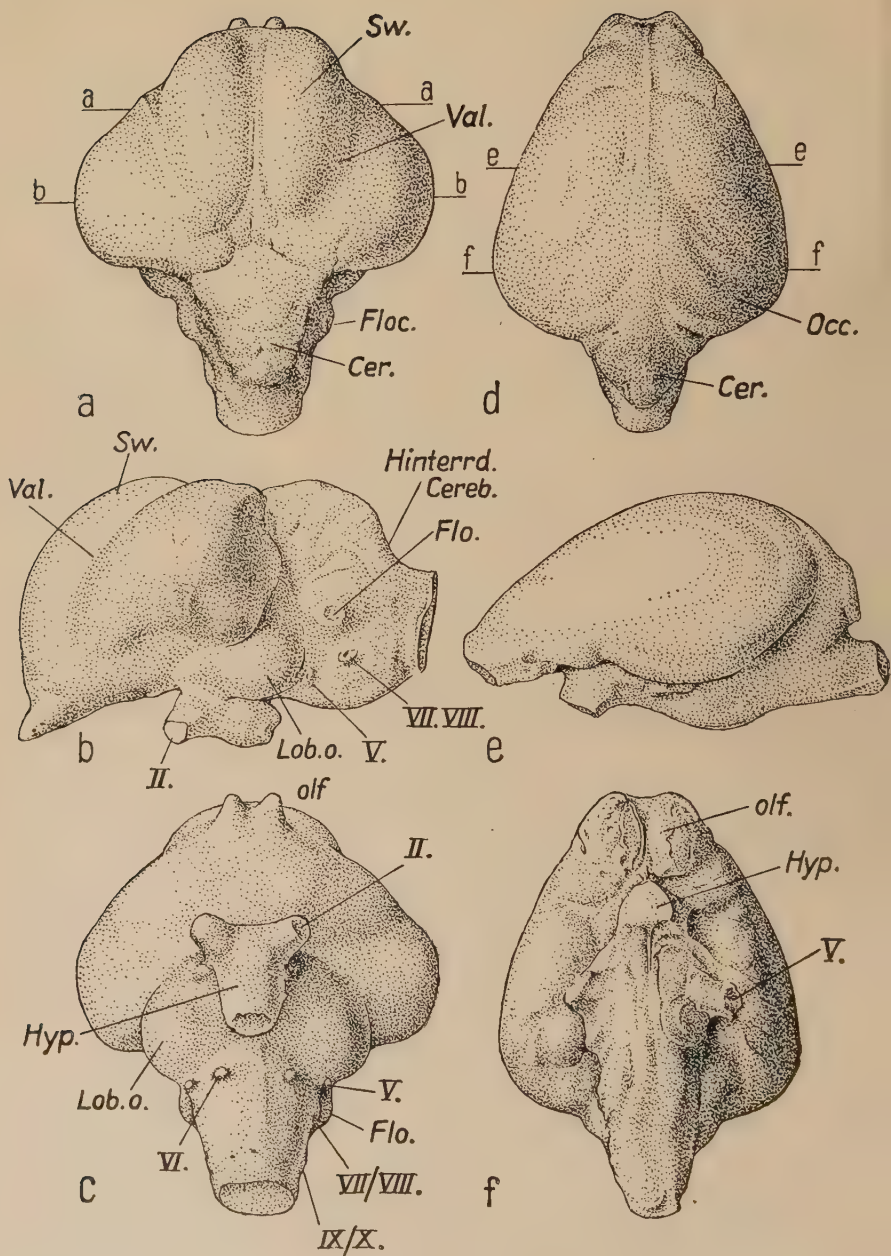


Abb. 2. Ausgüsse der Hirnschädelhöhle von *Struthio camelus* (a, b, c) und von *Apteryx australis* (d, e, f) in der Ansicht von dorsal (a, d), links (b, e) und basal (c, f). a, b, c, um $\frac{1}{16}$ verkleinert, d, e, f um $\frac{1}{4}$ vergrößert gegen nat. Gr.

werden. Demgegenüber haben bereits Kalischer und Dennler 1922 darauf hingewiesen, daß der Ventrikel sich nur unter dem medialen Teil des Sagittalwulstes finden kann und daß der ganze Sagittalwulst sowohl cytoarchitektonisch wie faseranatomisch charakterisiert ist. Küenzi geht auf das Furchungsbild des Vogelhirnes kurz ein, äußert sich aber nicht über die Bedeutung der Vallecule und des Wulstes. Dieser Autor negiert das Vor-



Abb. 3. *Struthio camelus* erwachsen, Hirn, Formol. Ansicht von dorsal (a) und links (b). Beachte Größe und Lage der Lobi optici, des Sagittalwulstes und der Vallecule und die Form des Kleinhirns. In der Seitenansicht ist die bajonettartige Knickung der Medulla oblongata deutlich sichtbar. In situ ist das Kleinhirn stärker gegen das Telecephalon gedrückt. Die Streckung des Gehirnes im ganzen und in einzelnen Teilen ist Artefakt (vgl. mit Abb. 2a, b). Hypophyse und Bulb. olfactorius nicht erhalten. etwa $\frac{3}{4}$ nat. Gr.

kommen einer Vallecule bei *Ratiten*, einer Gruppe, bei der sie (außer bei *Apteryges*) stets deutlich auftritt. Dennler 1922 hat nachdrücklich darauf hingewiesen, daß die Wulstregion histologisch charakterisierbar ist, eine Auffassung, der wir uns auf Grund eigener Befunde anschließen müssen. D. beschreibt gleichzeitig die verschiedenen Typen der Vallecule bei rezenten Aves, darunter bei *Struthio*. Bei *Dinornis* ist der Wulst recht breit und erstreckt sich über die ganze Länge des Endhirnes. Die Vallecule

umgrenzt den Wulst seitlich und verläuft fast gerade gestreckt nach occipitalwärts. Nur im hinteren Bereich biegt sie in leicht geschwungene Bogen nach medial ein. *Euryapteryx* unterscheidet sich von *Dinornis* dadurch, daß der Wulst im occipitalen Bereich ein kleines Stück Endhirn freiläßt. Die Vallecula verläuft etwas stärker nach außen konvex gekrümmt. Damit kommt *Euryap-*

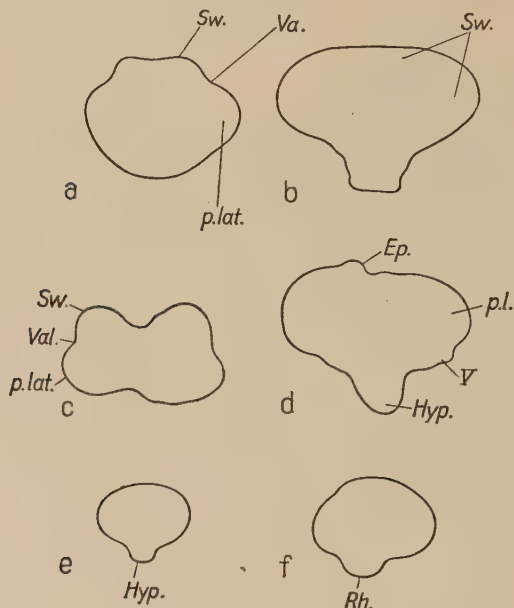


Abb. 4. Querschnitte durch den Endokranialausguß von *Struthio* (a, b) *Dinornis* (c, d) und *Apteryx australis* (e, f).

Schnitt a und c liegen in der Mitte zwischen Chiasma u. Stirnpol, f, b und d in der größten Breite des Endhirns, e in Höhe der Hypophyse. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Die Lage der Schnitte a, b ist auf Abb. 2a, der Schnitte e, f auf 2d und der Schnitte c, d auf 1a angegeben

teryx schon dem Bild von *Struthio* recht nahe. Für *Struthio* kann ich die Angaben von D e n n l e r nur bestätigen (Abb. 2, 3). *Apteryx* besitzt keine Vallecula und keinen Sagittalwulst, wie bereits Hunter 1923 feststellt (Abb. 7). T. E d i n g e r hat diese Frage für *Aepyornithes* nicht im einzelnen verfolgt. Nach ihren Abbildungen scheint die madagassische Gruppe sich dem gleichen Typ wie *Struthio* und *Rhea* einzufügen. Im Gegensatz zu den *Struthionies* aber ist nun die pars lateralis des Endhirnes, also das Gebiet, das sich seitlich an die Vallecula anschließt, bei *Dinornithes* besonders gut auch im rostralen Bereich ausgebildet

und bedingt damit die eigenartige Umrißform des Endhirnes. Das Telencephalon ist bereits rostral, dicht hinter den Riechlappen sehr breit, der Umriß wird in der Dorsalansicht fast viereckig. Diese Verhältnisse werden sehr deutlich, wenn wir Querschnittumrisse der endocranialen Ausgüsse miteinander vergleichen. Während der 1. Querschnitt (Abb. 4b) bei *Struthio* nur Sagittalwulst umfaßt, enthält der korrespondierende Schnitt bei *Dinornis* bereits pars lateralis. Umgekehrt ist im 2. Schnitt bei *Struthio* (Abb. 4d) der Wulst bereits verschwunden, während bei *Dinornis* (Abb. 4c) Sagittalwulst und pars lateralis in gleicher Ausdehnung auftreten.

Es ist z. Zt. nicht möglich, aus diesen Befunden an der groben Hirnform Rückschlüsse auf strukturelle oder gar funktionelle Beziehungen zu ziehen. Selbst wenn bekannt wäre, welche Struktur an den äußerlich abgrenzbaren Endhirnabschnitten zugrunde lägen, würden unsere derzeitigen physiologischen Erfahrungen nicht ausreichen, um darauf weitgehende Folgerungen aufzubauen.

Epiphysis cerebri und Sinus venosi:

Am Ausguß des Endocraniums von *Dinornis* und *Euryapteryx* hebt sich der Sinus longitudinalis deutlich ab. Er verläuft bei *Dinornis* ziemlich genau in der Medianebene während er bei *Euryapteryx* etwas gegen die rechte Hemisphäre abweicht (Abb. 1a, d). Bei *Dinornis* zeichnen sich deutlich 8 *Venae cerebrales* ab, welche in senkrechter Richtung auf den Sagittalsinus zulaufen. Bei *Euryapteryx* sind die kleineren Hirnvenen weniger deutlich am Endocranium abgeprägt. Sie scheinen bei dieser Form etwas schräg von vorn lateral nach hinten medial zu verlaufen. T. Edinger findet bei *Aepyornis* ein leichtes Abweichen des Sagittalsinus nach links. Am Occipitalpol des Endhirns setzt sich der Sagittalsinus in die Sinus transversi fort, welche deutlich dem vorderen seitlichen Rand des Cerebellum folgen (Abb. 1a, b, d). Dieser geht seitlich in den Sinus semicircularis (Sinus petrosus posterior Neugebauer) über, welcher bei beiden Species deutlich ist (Abb. 1b, e: s. sc). Damit zeigt das Venenverhalten bei *Dinornis* keine Besonderheiten gegenüber den Befunden an *Aepyornis* und schließt sich dem Typ rezenter Vögel an. Ein besonderer Venenabfluß aus dem Cranium war nicht nachweisbar. Das Blut scheint im wesentlichen das Schädelinnere über die Vena

occipitalis durch das Foramen magnum zu verlassen. Die Sinus transversi sind deutlich asymmetrisch. Bei *Euryapteryx* ist der rechte Sinus erheblich stärker ausgebildet. Bei *Dinornis ingens* finde ich dort, wo der Sinus sagittalis in den linken Sinus transversus übergeht, eine eigenartige knopfförmige Auftreibung von etwa 9:5 mm Durchmesser (Abb. 1 a, b). Ihr entspringt eine Ausbuchtung am Schädeldach (Abb. 5). Owen 1872 bildet eine ähnliche, wenn auch schwächere Bildung am Ausguß von *Dinornis*

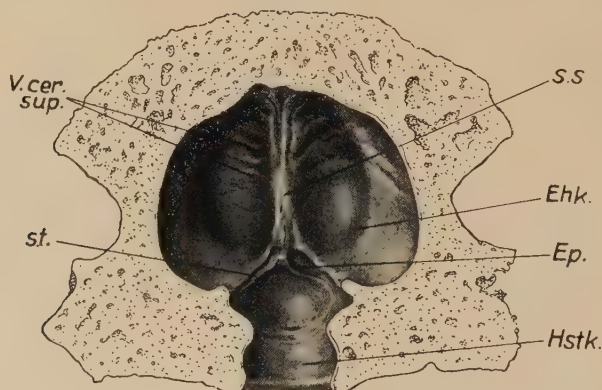


Abb. 5. *Dinornis ingens*, Schädeldach von innen her gesehen. Beachte die Abdrücke des Venensystems und der Epiphyse, Hirnarterien. Gliederung in Endhirn- und Hirnstammkammer. $\frac{3}{4}$ nat. Gr.

ab, die etwas nach rechts abweicht. Er schreibt hierzu: „there is an indication of a better developed pineal gland than in *Apteryx*“. Ich habe an dieser Deutung zunächst Zweifel gehabt und geglaubt, eine buchtige Erweiterung des Sinussystems vor mir zu haben. Die Präparation eines frischen Kopfes von *Struthio* und eines fixierten Kopfes von *Rhea* überzeugten mich jedoch, daß bei diesen Ratiten die Epiphyse (Abb. 6) auffallend groß ist und in einer Duplikatur der harten Hirnhaut dem Schädeldach sehr eng anliegt, hier auch eine Impression verursachen kann. Ähnliche Angaben aus dem Schrifttum sind mir auch für *Carinaten* nicht bekannt geworden. Ich habe diesen Befund zum Anlaß genommen, die strukturellen und topographischen Verhältnisse der Epiphyse an einer größeren Anzahl von Vogelgattungen zu überprüfen und werde darüber an anderer Stelle berichten. Die Befunde lassen mir keinen Zweifel zu, daß die Angabe von Owen richtig ist und daß wir es bei *Dinornis* mit dem Abdruck einer außerordentlichen großen Epiphyse am Endocranium zu tun

haben. Allerdings steht bei den untersuchten Vögeln die Epiphyse hier in enger Beziehung zu sinuoesen Venen. Befunde von Frl. Dr. Trost an *Lacertiliern* zeigen ein analoges Verhalten. Die außergewöhnliche Größe der Epiphyse ist vielleicht im Hinblick auf die relative Größe der Hypophyse von Interesse.

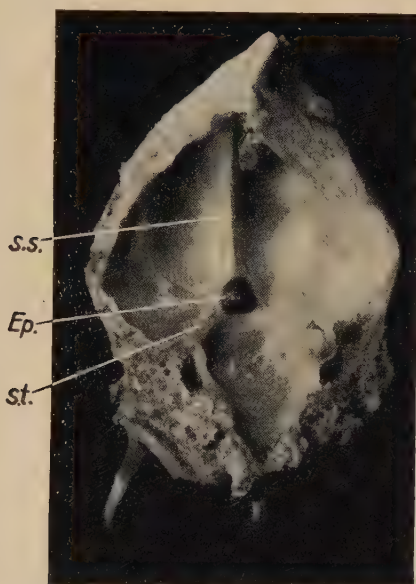


Abb. 6. *Rhea americana*, Schädeldach von innen. Beachte die Lage und Größe der stark pigmentierten Epiphyse. Asymmetrie des Sinus transversus. Etwa $\frac{3}{4}$ nat. Gr.

Hypophyse und Körpergröße

Die Größe des Ausgusses der Fossa hypophyseos ist außergewöhnlich. Bevor die Bedeutung dieser Verhältnisse diskutiert wird, sei kurz der Befund dargelegt. Leider ist unser Exemplar von *Euryapteryx* defekt, der Boden der Hypophysengrube fehlt. Doch ist am Ausguß so viel erhalten, daß sich die größte Länge und Breite der Hypophyse angeben läßt. *Dinornis ingens*: Betrachtet man die cerebrale Schädelbasis von oben (Abb. 10) so erblickt man im Centrum eine tiefe, von einem Limbus umgebene Grube. Diese Grube ist durch eine Stufe an ihrem rostralen Rand in zwei Etagen gegliedert. Der obere Abschnitt enthält das Chiasma und die pars optica des Hypothalamus. Nur die untere Etage entspricht der eigentlichen Hypophysengrube. Wir wollen somit eine pars optica und eine pars hypophyseos an der Hypophysen-

grube i. w. S. unterscheiden. Die pars hypophyseos enthält außer der Hypophyse die außerordentlich mächtige Carotisquerkommisur, die sich — dank der elastischen Ausgußmasse — naturgetreu abformen ließ. Die Verhältnisse bei *Aepyornithes* sind ganz ähnlich. Nur scheint bei dieser Gruppe der Abstand zwischen Opticus und Hypophyse in rostro-occipitaler Richtung etwas größer zu sein. Auch blickt die Hypophyse bei *Dinornis* mehr nach unten, bei *Aepyornis* scheinbar etwas mehr nach hinten unten (Abb. 1). Hinter dem Opticus und seitlich des oberen Hypophysenrandes hebt sich der Abdruck des Oculomotorius deutlich ab (ebenso bei *Aep. maximus* Edinger).

Euryapteryx gravis: *Euryapteryx* unterscheidet sich von *Dinornis* dadurch, daß das gesamte Hypothalamusgebiet trichterförmig nach basal ausgezogen ist und der Abstand zwischen Opticus und Hypophyse in sagittaler Richtung gering ist. Ein Oculomotoriusabdruck ist an unserem Stück nicht mit Sicherheit nachweisbar (Abb. 1 e, f).

Struthio camelus: *Struthio* zeigt ein grundsätzlich anderes Verhalten. Opticus und Hypophyse liegen am horizontal orientierten Ausguß (Abb. 2 b, c) hintereinander. Eine Übereinanderlagerung in situ wird durch die starke Elevation des Gehirns vorgetäuscht. Die Abgrenzung der pars optica gegen die pars hypophyseos ist unscharf.

Die Form des Ausgusses der Fossa hypophyseos ist bei *Dinornis* breiter wie lang; bei *Euryapteryx* sind die Breiten- und Längendurchmesser gleich. Bei *Struthio* ist der Ausguß sehr lang und schmal (Abb. 2 c).

Größenverhältnisse

Die größte Länge des Hypophysenhöhlen-Ausgusses ist in der größten Länge des Endhirns 3,8 mal enthalten bei *Dinornis*, 3,9mal bei *Euryapteryx* und 3,9mal bei *Struthio*. Das Volumenverhältnis Telencephalon zu Hypophyse beträgt bei

Dinornis ingens 35:1,
Euryapteryx 25:1¹⁾

Struthio 35:1,

Edinger gibt für *Aepyornithes* folgende Werte an:

Mullerornis 102:1,
Aep. hildebrandti 86:1,

Aep. medius 36:1,
Aep. Maximus 24:1.

¹⁾ Von der Hypophysengrube des *Euryapteryx* Craniums war so viel erhalten, daß die größte Länge und Breite gemessen werden konnte. Die Volumenbestimmung wurde durchgeführt durch Multiplikation von

Die Werte von Edinger wurden aus den Längenmaßen berechnet während unsere Werte für *Dinornis* und *Struthio* direkt bestimmt wurden (Eintauchen des Paraffinausgusses und Füllung mit Eieruhrsand, unabhängig durch 2 Beobachter).

Während also Edinger eine auffallende Zunahme der relativen Hypophysengröße für *Aepyornithes* konstatieren kann, fällt unser — allerdings errechneter — Wert für *Euryapteryx*, der kleineren Form, völlig aus der Reihe. Da mir von *Apteryx* kein zuverlässiger Wert für das Endhirnvolumen zur Verfügung stand, habe ich nochmals das Volumen des ganzen Endocranium zum Hypophysenvolumen in Beziehung gesetzt und bekomme folgende Werte:

Dinornis 56:1, *Euryapteryx* 40:1, *Struthio* 67:1 *Apteryx* 65:1. Während also meine Werte für *Dinornis* größenordnungsmäßig gut mit den Werten für *Aepyornis medius* übereinstimmen, ergibt sich für die Kleinform *Apteryx* der gleiche Wert wie für *Struthio*.

Es soll hier, da das Zahlenmaterial noch klein ist und Vergleichswerte für Carinaten ausstehen, noch kein endgültiger Schluß gezogen werden. Immerhin bleibt die Möglichkeit diskutabel, daß die relative Hypophysengröße bei *Apteryges-Dinornithes* nicht ausschließlich als Korrelat der Körpergröße zu bewerten ist sondern ein gruppenspezifisches Merkmal sein kann.

Bei der Diskussion dieser Frage ist zu bedenken, daß nur die Adenohypophyse direkte Beziehungen zur absoluten Körpergröße hat. Die Größenverhältnisse der Neurohypophyse sind aber mitbestimmend für die Größe der Fossa hypophyseos. Andererseits haben auch andere Funktionen ihr materielles Substrat in gewissen Hypophysenelementen. Ich denke an Besonderheiten der Fortpflanzungstätigkeit. *Apteryx* legt ein einziges außergewöhnlich großes Ei (Eigewicht 20% des Körpergewichtes des adulten Weibchens, Brutdauer unbekannt, extremer Nestflüchter). Bei

Länge \times Breite \times Höhe. Die Höhe aus der Gesamtform und in Analogie zu dem Befund bei *Dinornis* geschätzt. Parallel wurde ein Plastilinmodell des Ausgusses der Fossa hypophyseos hergestellt und das Volumen direkt bestimmt. Beide Methoden gaben übereinstimmende Werte (0,64 und 0,65). Es ist völlig gesichert, daß der Wert für das Volumen der Fossa hypophyseos größer als 0,6 sein muß. Damit ist größenordnungsmäßig der von uns bestimmte Wert für die Relation Telen-cephalon : Hypophyse gesichert und an der Einordnung dieses Wertes wird auch eine zuverlässigere direkte Messung kaum Wesentliches ändern.

Struthio beträgt das ganze Gelegegewicht 20—25 % des Muttergewichtes (± 15 Eier). Weiterhin ist daran zu denken, daß Stoffwechsel und Wärmeregulation von der Hypophyse beeinflußt werden. Lebensweise und Milieu (Wüstentiere, Waldformen) mögen so ebenfalls in irgendeiner Weise Beziehungen zur Hypophysengröße haben. Bei den Bestimmungen des Hypophysenvolumens am Ausguß sind häufig gewisse Fehlerquellen nicht beachtet worden. Die Hypophysengrube der Vögel kann neben der Hypophyse nämlich in wechselndem Ausmaß Venensinus (Sinus cavernosus) enthalten. Diese Feststellung trifft K. G. Wingstrand 1951 und belegt sie durch eine gute Abbildung (Wingstrand Abb. 160 pg. 301) von *Emberiza citrinella*. Ich selbst finde ähnliche Verhältnisse an eigenen Schnittserien von *Gallus gallus dom.* Hingegen finde ich bei einem Pullus von *Tinamu tao*, daß die Adenohypophyse der knöchernen Wand der Fossa eng anliegt ohne das nennenswerte Venen mit eingeschlossen wären.

Leider liegen bisher nur wenig brauchbare Angaben über die Beziehung von Hypophysengröße und Körpergröße zueinander bei Vögeln vor. Zur Beurteilung des Problems scheinen mir vor allem die Feststellungen von H. Oboussier 1949 wichtig. Ob. findet, daß beim Vergleich der Hypophysen von Arten aus verschiedenen taxonomischen Gruppen die systematische Stellung für die im Einzelfall vorliegenden Größenrelationen wichtiger ist, als die absolute Körpergröße. Innerhalb einer systematischen Gruppe zeigen kleinere Individuen einen relativ größeren Hypophysenvorderlappen, bezogen auf das Körpergewicht, als größere Formen. Wir müssen, da uns sichere Individualwerte für das Körpergewicht fehlen, uns auf einen Vergleich Hirn:Hypophyse beschränken. Doch sind die Werte etwa für *Apteryx* einerseits, *Struthio* und *Dinornis* andererseits derart different, daß wir in unseren Befunden eine Stütze für die Auffassung von Oboussier sehen dürfen. Auch bei den fossilen *Ratiten* scheint die systematische Stellung für die Beurteilung der relativen Hypophysengröße zumindest bedeutungsvoll zu sein.

Rhombenecephalon, einschl. Cerebellum: Bei *Aepyornithes* ist der Querschnitt des Wirbelkanals breiter als hoch, umgekehrt der Querschnitt des Foramen occip. magnum höher als breit (Lamberton, T. Edinger). Für den Wirbelkanal von *Dinornis* kann ich keine Befunde mitteilen, für das Foramen occipitale magnum finde ich folgende Werte (in Millimetern):

Höhe		Breite
<i>Dinornis ingens</i>	16	18 gr. Breite oberhalb der Mitte 15 in der Mitte
<i>Euryapteryx</i>	16	15
<i>Apteryx mantelli</i>	9,5	11
<i>Apteryx australis</i>	9	11
<i>Struthio camelus</i>	16	13
<i>Rhea americana</i>	9	9,5
<i>Dromaeus pull.</i>	6	5
<i>Dromaeus nh. erwachs.</i>	11	—
<i>Casuaris spec.</i>	11	8

Die Befunde zeigen also ein sehr wechselndes Bild, *Dinornis* hat ein breites Foramen occip. magnum, dessen größter Durchmesser im oberen Teil liegt, bei *Euryapteryx* ist es fast rund. *Struthio* zeigt ein hohes schmales Foramen. Die Befunde an *Aepyornithes* können also nicht verallgemeinert werden. Bei rezenten Vögeln kommen in Zusammenhang mit Schädel- und Hirnform, Ausbildung der Kopfgelenke etc. alle möglichen Formvarianten vor. Ein sehr breites For. occip. magnum besitzen die Eulen, ein relativ hohes die *Accipitres*. Wir können uns an unserm Material auch nicht davon überzeugen, daß die Weite des Foramens sich mit der Körpergröße vergrößert (T. E d i n g e r), denn die kleine Form *Euryapteryx* besitzt ein relativ weiteres Foramen als *Dinornis*, wie die kleine *Apteryx*-Species auch ein weiteres Foramen besitzt wie *Apt. australis*. Das Foramen wird nur zum kleinen Teil von der Medulla oblongata, die hier von mächtigen Cisternen umgeben ist, ausgefüllt. Das Rautenhirn besitzt direkt aboral des Kleinhirns eine bajonettartige doppelte Knickung nach dorsal und liegt im Bereich des Hinterhauptsloches gar nicht mehr der Basis an (Abb. 3 b). Der Ausguß kann daher auch keine eindeutige Vorstellung von der Form des Rautenhirns vermitteln.

Auf die Hirnnerven sei nur kurz eingegangen, da wir bei Besprechung der Schädelbasis auf diese Verhältnisse zurückkommen werden. Bei *Dinornis* und *Euryapteryx* finden sich jederseits 2 Foram. hypoglossi (Abb. 10) in unmittelbarer Nachbarschaft des Foramen occip. magnum. Dicht vor und lateral des vordersten XII-Foramens findet sich der relativ weite Durchtritt für den X. und XI. Der N. IX. ist am Ausguß nicht abgrenzbar, ein selbständiges Foramen fehlt. An typischer Stelle ist der VII/VIII Komplex nachweisbar. Der Abducensabgang ist am vorderen

Rand des Rautenhirns, dicht an der Mittellinie zu finden (bei *Dinornis* hat sich der deutlich nachweisbare VI-Kanal am Ausguß nicht gefüllt). Der relativ kräftige Oculomotorius ist bei *Dinornis* am vorderen Seitenrand der Fossa hypophyseos (Abb. 1 b) sichtbar. Der Kanal ist auch am *Euryapteryx*-cranium zu finden. Als stärkster Hirnnerv ist der Trigeminus bei beiden Formen gut abgeformt. Bei *Dinornis* ist die Gliederung in Ganglion, Maxillomandibularis (V 2/3) und Ophthalmicus (V 1) sehr deutlich. Der V 2/3 Kanal ist bei *Dinornis* unterteilt. Die Lage des V-stammes findet sich am Ausguß dicht vor der Carotisquerkommissur, seitlich der Hypophyse. Ein kleines dreieckiges Feld vor der V-wurzel entspricht dem Tectum (Lobus opticus), das bei *Dinornithes* sehr gering entfaltet gewesen sein muß. Ein Fossa lobi optici, die bei allen Vögeln (außer *Apteryges*) nachweisbar ist, fehlt völlig. Aber aus dem Fehlen dieser Grube kann nicht ohne weiteres auf das völlige Fehlen eines Lobus opticus geschlossen werden, denn auch *Apteryx* besitzt noch Lobi optici (Abb. 7) wenngleich ein entsprechender Abdruck in der Schädelwand fehlt.

Auf den Antagonismus des optischen Systems zum Riechhirn wird nach Besprechung des Kiwi-Gehirnes zurückzukommen sein.

Über das Cerebellum können nur wenige Aussagen gemacht werden. Sein Vorderrand ist schwer exakt bestimmbar, da er vom Telencephalen überlagert wird. Der Hinterrand erreicht scheinbar das Foramen occip. magnum. Vergleichen wir aber den Ausguß des *Struthio*-Craniums mit dem Gehirn, so sehen wir deutlich, daß das Rautenhirn sich entsprechend der vorher erwähnten bajonettartigen Krümmung dem Hinterrand des Cerebellums eine Strecke weit eng anschmiegt. Auch bei *Dinornis* zeigt noch eine seichte Eindellung (Abb. 1 b) die hintere Grenze zwischen Kleinhirn und verlängertem Mark. Die Ausbildung weiterer Cisternen um das Rautenhirn täuscht eine weitere Ausdehnung des Kleinhirns nach occipitalwärts vor, als tatsächlich vorhanden ist. Wir müssen entsprechend auch die Bilder von *Aepyornithes* (Edinger) interpretieren. Das Furchungsbild der Kleinhirnoberfläche ist bei *Dinornis* und *Struthio* am Ausguß nur ganz schwach im rostralen Bereich ausgeprägt, bei *Euryapteryx* hingegen überhaupt nicht. T. Edinger beschreibt von *Aepyornithes* ein gleiches Verhalten, findet aber bei *Anomalapteryx* (*Dinornithes*) gut sichtbare Abdrücke der Kleinhirnfurchen. Im

übrigen gibt Edinger an, daß das Kleinhirn bemerkenswert gut entwickelt sei, wie bei *Struthio*. Da uns nun Hirn und Hirnschädelausguß von *Struthio* zur Verfügung steht, können wir einen genaueren Vergleich durchführen. Dabei ergibt sich doch ein recht beträchtlicher Unterschied. Das Kleinhirn ist bei *St.* vorne recht breit, verschmälert sich jedoch nach occipitalwärts deutlich. An dem — nicht in situ fixierten — Hirn von *Struthio* (Abb. 3) liegt diese breiteste Stelle entsprechend einer artifiziiellen Streckung bei der Konservierung weiter hinten, als in natürlichem Lagezusammenhang. Wir müssen hier wieder betonen, daß der Ausguß des Endocraniums viele Verhältnisse topographisch genauer zeigt, als das entnommene Gehirn (siehe hierzu Starck 1953). Weiterhin ist bei *Struthio* die Grenze zwischen Cerebellum und verlängertem Mark dorsal einigermaßen deutlich. Bei *Dinornis* ist, wie erwähnt, diese Grenze weitgehend verwischt am Ausguß. Das Kleinhirn wölbt sich bei allen drei Formen domartig nach dorsalwärts vor (Abb. 1, 2) und erreicht die Höhe des Telencephalon. Auffallend ist nun die außerordentliche und gleichmäßige Breite des ganzen Kleinhirnabdruckes bei *Dinornithes* gegenüber *Struthio*. Die occipitale Verschmälerung fehlt fast ganz. Wenn Owen schreibt, daß das Cerebellum von *Dinornis* relativ groß im Vergleich mit dem Telencephalon wäre, so können wir diese Angabe kaum bestätigen. Volumenbestimmungen am Paraffinausguß ergeben für *Struthio* ein Verhältnis Telenceph.: Cerebellum von 5:1, für *Dinornis* von 4,1:1. Der geringe Unterschied dürfte bei der Ungenauigkeit des Verfahrens nicht zu stark bewertet werden. Die Unterschiede zwischen *Struthio* und *Dinornithes* sind in bezug auf das Cerebellum im wesentlichen Proportionsunterschiede. Der Abdruck des Flocculus ist undeutlich und bei *Dinornithes* schwächer als bei *Struthio*. Das Cerebellum von *Apteryx* (s. S. 39) ist relativ klein.

3. Das Gehirn von *Apteryx*

Unsere Kenntnisse von der Morphologie des *Apteryx*-Gehirnes sind außerordentlich lückenhaft, da bei der Seltenheit des Materiales verständlicherweise nur wenige Originaluntersuchungen vorliegen. Durch die Bemühungen von Craigie 1929, 1930, Durward 1932 und Hunter 1923 sind wir einigermaßen über die feinere Struktur des Gehirns unterrichtet, so daß eine Beurteilung der Gesamtorganisation des Hirnes möglich ist. Hingegen sind

leider die Kenntnisse der größeren Formverhältnisse noch unvollständig.

Gute Abbildungen des Apteryxgehirnes fehlen im Schrifttum fast ganz. R. Owen (1879) bringt eine unklare Abbildung eines offenbar nicht gut konservierten Gehirnes, an dem Einzelheiten nicht zu erkennen sind, da die Hirnhäute nicht entfernt waren. Brauchbar, wenn auch leicht schematisiert, sind die klaren Zeichnungen von T. J. Parker 1891, dem wir auch einige Angaben zur Entwicklung des *Apteryx*-Hirnes verdanken. Auf diesen Abbildungen beruhen offensichtlich die meisten Wiedergaben von *Apteryx*hirnen in Lehr- und Handbüchern. (Böker 1937, Haller v. Hallerstein 1934). Die bessere Zeichentechnik der Abb. bei Haller darf allerdings nicht darüber hinwegtäuschen, daß das Parkersche Original richtiger ist. Gerade in entscheidenden Punkten (Zwischenhirnboden, Opticus) hat Haller offensichtlich Veränderungen vorgenommen, die auf ein Carinatenhirn als Vorbild schließen lassen. Leider bringen die neueren Untersucher, denen eigenes Material zur Verfügung stand, nur recht undeutliche Photogramme, da ihre Untersuchungen in erster Linie auf feinbauliche Fragestellungen gerichtet waren (Craigie, Durward). Zudem bestehen zwischen den Befunden von C. und D. gewisse Unterschiede, die einmal darauf zurückführbar sind, daß das Präparat von D. offensichtlich lebensfrisch fixiert war, das von C. jedoch nicht. Inwieweit hier Artdifferenzen hineinspielen, bleibt dahingestellt. D. untersuchte wohl zweifellos *A. australis* Shaw, von Stewart Island vor der Südinsel. C. beschreibt sein Material als *A. australis*, vermutet aber, daß es sich um *A. mantelli* Bartl. handelt, da es von der Nordinsel stammt. Tatsächlich dürfte das meiste anatomische Material von *Apteryx* der Spezies *A. mantelli* zugehören, da vorzugsweise auf der Nordinsel gesammelt wurde. Diese taxonomische Frage ist nicht gleichgültig, da beide Arten sich durch die Körpergröße unterscheiden und da die nachweisbaren Unterschiede in der Hirnform möglicherweise Folgen der allgemeinen Größenbeziehungen sind. So zeigt das von Parker abgebildete Hirn der Zwergform *Apteryx oweni* J. G. (Südinsel) eine starke Abrundung im ganzen gegenüber *Apt. bulleri* (= *mantelli* Bartl.). Das mir vorliegende Schädelmaterial ist nicht sicher nach Species und Herkunft determiniert. Nach Größe und Schädelbild möchte ich den größeren Schädel, der der Abb. 10 zugrunde liegt¹ und von dem der Ausguß (Abb. 2) stammt, der Art *australis* zuordnen, die beiden kleineren Stücke aber zu *mantelli* stellen. Damit würden auch die Formdifferenzen des Endocraniums den Unterschieden in der Körpergröße entsprechen.

Das Gehirn von *Ap. australis* ist länglicher wie das der kleineren Arten. Es scheint mir erwünscht, unsere derzeitigen Kenntnisse über das *Apteryx*-Gehirn kurz zusammenzufassen, soweit sie gesichert sind. Der Abb. 7, die als Schema zu bewerten ist, liegen die Abbildungen von Craigie und Durward von *A. mantelli* (a) und *australis* (b, c) zugrunde. Im Original nicht sichtbare

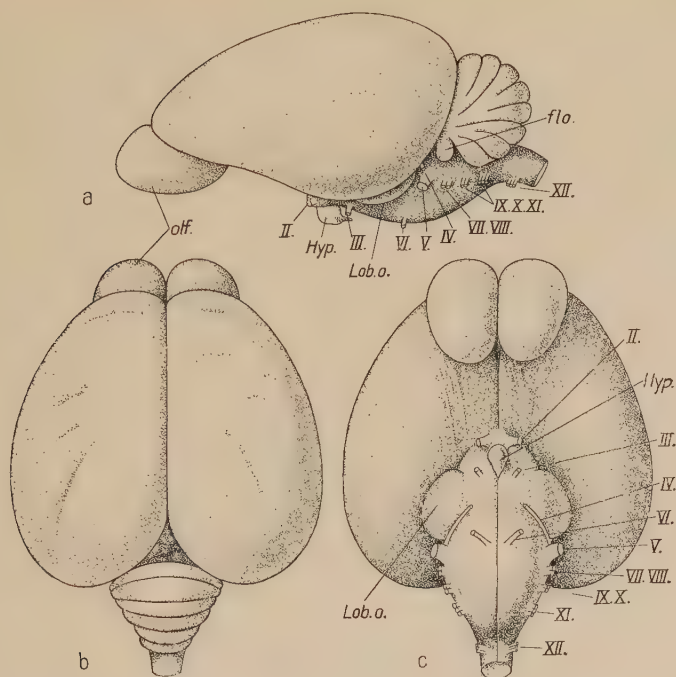


Abb. 7. Das Gehirn von *Apteryx* in der Ansicht von links (a), von oben (b) und von basal (c). Der Abb. 7a liegt *A. mantelli*, den Abb. b, c *A. australis* zugrunde. Halb schematisch unter Benutzung der Abbildungen von Craigie, Durward und T. J. Parker und nach eigenen Untersuchungen der Endocranien. Etwa $\frac{3}{4}$ nat. Gr.

Einzelheiten wurden an Hand der vorliegenden Beschreibungen, an Hand der Zeichnungen von Parker und nach sorgfältigem Studium der Endocranien eingetragen.

Bei oberflächlicher Betrachtung des Kiwigehirnes fällt sofort die enorme Entfaltung der Riechlappen und die flache langgestreckte Form des Endhirnes auf. Der Eindruck ist der eines primitiven Säugergehirnes. Nach den Untersuchungen des feineren Hirnbaues durch Craigie und Durward kann jedoch kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich um ein typisches, wenn auch in der Form stark aberrantes Vogelhirn handelt, das kaum primitive Merkmale zeigt. Der säugerähnlichen Entfaltung des Lobus olfactorius entspricht eine gute Ausbildung der Riechzentren und Bahnen, besonders der Stria thalami. Endhirnventrikel und Ausbildung der Basalganglien sind vogeltypisch. Craigie hat, wie auch bei anderen *Ratiten* und einigen *Carinaten*, kaudal im ventrolateralen Hemisphärengebiet eine echte

Cortexbildung nachgewiesen, die er dem Neocortex wohl mit Recht homologisiert. Beim Zustandekommen der Säugerähnlichkeit des Endhirnes spielen, wie bereits T. J. Parker findet, eigenartige Umlagerungsverhältnisse im Gebiet der Lamina rostralis und des Zwischenhirnes eine Rolle, die überzeugend beweisen, daß es sich um sekundäre Formbildungsprozesse handelt.

Das Telencephalon ist nämlich nicht nur langgestreckt, sondern im ganzen nach occipitalwärts gestaucht, so daß die Epiphyse nach kaudal blickt und auch das Cerebellum mit beeinflußt wird.

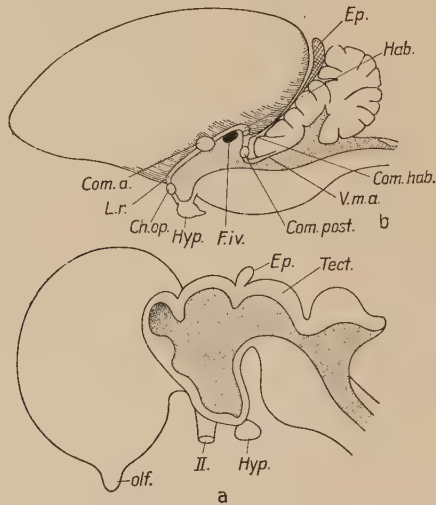


Abb. 8. Medianschnitt durch das Gehirn eines erwachsenen Apteryx (b) und eines Embryo Stadium F (a) verändert nach Parker

Dieser Stauchungsprozeß wirkt sich besonders am Diencephalon aus. Die Vorderwand des dritten Ventrikels wird vom Chiasma opticum gebildet, die Lamina terminalis bildet das Dach des dritten Ventrikels. Das Opticus blickt nicht, wie bei anderen Vögeln nach abwärts, sondern nach vorwärts (Abb. 8). Das Foramen interventriculare liegt direkt dorsal der Commissura habenularum (Craigie). Dadurch ist das Epithalamusgebiet so weit über das Mittelhirn geschoben, daß ein Querschnitt durch den hinteren Teil der Lobi optici noch gleichzeitig Zwischenhirn zeigt. Die feinere Topographie des Zwischenhirnes bedarf einer eingehenderen Untersuchung. Sehr wenig ist über Epiphyse und Hypophyse bekannt. Craigie gibt an, daß die Epiphyse aus zahlreichen gut entwickelten Drüenschläuchen besteht. Nach

eigenen Untersuchungen zeigt *Rhea* ebenfalls den tubulären Epiphysentyp, während *Struthio* im kaudalen Teil massive Zellmassen, im oralen Teil aber weite follikelartige Hohlräume zeigt. Die Hypophyse ist nach Parker groß und zeigt nach Craigie eine typische Gliederung in Adeno- und Neurohypophyse. Genauere Untersuchungen wären sehr erwünscht. Im Vergleich mit anderen Vögeln sind die Lobi optici gering entwickelt und zeigen nach Craigie auch eine mäßige cytologische Differenzierung. Die Lobi optici sind völlig vom Telencephalon überdeckt (Abb. 7). Sie sind in der Seitenansicht kaum sichtbar. Ihre größte Länge beträgt nach den Abbildungen von Craigie $\frac{1}{6}$, nach Durward $\frac{1}{5}$, nach Parkers Zeichnungen für *A. bulleri* $\frac{1}{7}$, für *A. oweni* $\frac{1}{5}$ der größten Endhirnlänge. Bei anderen Vögeln finde ich Werte von etwa $\frac{1}{2}$ (*Struthio*, *Rhea*, *Tinamutao*, *Phasianus colchicus*, *Anas boschas*, *Corvus corone*) oder $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$ (*Cacatua galerita*, *Strix aluco*, *Tyto alba*, *Bubo maximus*). Im übrigen ist zu vermerken, daß das Trigeminussystem bei *Apteryx* mächtig entwickelt ist. Das Kleinhirn ist relativ gering ausgebildet (Flugverlust).

Aus den embryologischen Untersuchungen von T. J. Parker geht hervor, daß das *Apteryx*-Gehirn als typisches Vogelgehirn angelegt wird und daß die Rückbildung der optischen Gebiete erst während der Ontogenese erfolgt. Noch im Stadium H sind die Lobi optici und die Flocculi relativ viel mächtiger, als beim Erwachsenen. Im Stadium D (43 mm Fadenlänge) ist das Vorderhirn maximal abgeknickt. Später kommt es zu einer Aufrichtung, die zum völligen Ausgleich der Knickung führt und gleichzeitig erfolgt die Rückstauchung des Endhirnes mit ihren Folgen für das Diencephalon (Abb. 8). Das Auge von *Apteryx* ist außergewöhnlich klein. Nach Owen, Parker und Beauregard soll der Pecten im *Apteryx*-Auge angelegt werden, aber später verschwinden. Diese Angabe ist in die Handbuchbeiträge von Franz 1934 und Stresemann 1934 übernommen worden. Pycraft 1900 und Wood 1917 haben ihn aber auch beim alten Tier nachgewiesen.

Alle Untersuchungen am Gehirn von *Apteryx* (Craigie, Durward, Parker) haben übereinstimmend ergeben, daß das *Apteryx*-Hirn ein typisches Vogelgehirn ist. Die zahlreichen morphologischen Besonderheiten dieses Gehirns sind mit der für Vögel einzigartigen Hypertrophie des olfaktorischen Systems und der

Rückbildung der optischen Systeme in Zusammenhang zu bringen. Die Anlage eines relativ großen Lobus opticus in der Embryonalzeit (Parker) und die Persistenz eines, wenn auch kleinen Lob. opticus, am erwachsenen Gehirn, der sich nicht am Ausguß des Craniums bemerkbar macht, zeigen deutlich, daß das *Apteryx*-Gehirn nicht primitiv sein kann, sondern von einem Typus abstammen muß, der dem Hirn primitiver rezenter Carinaten ähnlich war (etwa *Galliformes*). Beachtlich ist nun einmal, daß *Apteryx* zwar in vielen Merkmalen primitiv erscheinen kann (Gaumenskelett, Penis, Färbungsmuster), daß aber andererseits sehr viele Merkmale darauf hindeuten, daß diese Form eine lange Eigenentwicklung durchgemacht haben muß. Ich nenne in diesem Zusammenhang neben der Hirndifferenzierung vor allem auch die enorme Eigröße und die geringe Eizahl. Wir haben wie so oft bei sogenannten ancestralen Formen also ein buntes Gemisch progressiver und primitiver Merkmale. Die Befunde am Hirn lehren, daß *Apteryx* von Formen abstammen muß, die — wenn auch im ganzen auf primitiver Stufe stehend — doch schon die entscheidenden Merkmale des Vogeltypus besaßen und somit vermutlich auch flugfähig waren. Wir können hier das Problem, ob die *Ratiten* von flugfähigen Formen abstammen oder ob sie primär flugunfähig sind, nicht im einzelnen diskutieren. Lowe 1928 hat zuletzt die Ansicht von der primären Flugunfähigkeit der *Ratiten* verfochten. Demgegenüber besteht auf Grund unserer Befunde kein Anlaß, die gut begründete Theorie von der sekundären Natur der Flugunfähigkeit der *Ratiten*, die von Fürbringer, J. Parker, Gadow und Pycraft überzeugend begründet wurde, aufzugeben. Die meisten Morphologen haben diese Theorie angenommen. Die gleiche Ansicht vertraten Stresemann (1934) und Lambrecht (1933). In letzter Zeit haben vor allem R. Broom (1947) und H. Steiner (1946) überzeugende Beweise beigebracht, letzterer Autor durch Untersuchung der Pterylose des *Struthio* Embryos.

Die Abzweigung der *Apterygiformes* muß früh am Stamme der *Protocarinaten* erfolgt sein. Aber diese ancestralen Formen waren flugfähig und besaßen ein typisches Vogelhirn mit gut entwickeltem optischen System. Im allgemeinen besteht die Neigung, die Ausbildung des Riechvermögens bei gleichzeitiger Rückbildung des Sehvermögens beim Kiwi in engste Korrelation mit der nokturnen Lebensweise zu bringen. Dabei wird auch

häufig auf die Zusammenhänge mit der geringen Körpergröße (Buschschlüpfer) hingewiesen. Andererseits findet T. Edinger bei den von ihr untersuchten *Aepyornithes* mit zunehmender Körpergröße eine bemerkenswerte Vergrößerung der Riechlappen bei gleichzeitiger Rückbildung der Lobi optici. Auch die *Dinornithes* zeigen außergewöhnlich gut entwickelte Lobi olfactorii und sehr kleine Lobi optici. In keinem Fall aber erreichen diese Beziehungen den extremen Grad, wie bei dem Kiwi von relativ geringer Körpergröße. Es liegt wohl näher, anzunehmen, daß die Tendenz zur Ausbildung eines leistungsfähigen Riechvermögens als Gruppenmerkmal dem Stamm der *Dinornithes-Apteryges* überhaupt zukommt, als direkte Kausalzusammenhänge mit der Körpergröße anzunehmen. Auf den Vergleich mit den *Aepyornithes* kommen wir unten zurück. Ich möchte somit annehmen, daß die neuseeländischen Ratiten, Moas und Kiwis einen engeren Verwandtschaftskreis bilden, als die übrigen Ratiten. Diese Annahme findet eine Stütze in anderen Befunden. Die Kiwis wären dann im Hinblick auf die optisch/olfactorischen Korrelationen die evoluierten Formen. Sie haben sich nicht als Relikte und Primitivformen bis in rezente Zeit erhalten, im Sinne der Matthewschen Regel, sondern weil sie Primitivmerkmale und evoluierte Merkmale nebeneinander zeigen (Differenzierung und Zentralisation im Sinne von V. Franz). Gleichzeitig ist die Differenzierung eines so vollkommenen Riechapparates beim Kiwi als sekundärer Erwerb ein sehr interessanter Fall von Abweichung vom Dolloschen Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung. *Struthio*, *Rhea*, *Casuaris* und *Dromaeus* verhalten sich, was die Rückbildung des Riechapparates und die Ausbildung des optischen Apparates anbelangt, ähnlich wie die *Carinaten*. Auf keinen Fall kann von einer besseren Ausbildung des Geruchsorgans gesprochen werden. Die Augen sind relativ groß, jedenfalls absolut und relativ wesentlich größer als bei Dinornis. Die Lobi optici sind von dorsal her gut sichtbar (Abb. 3). Nach den Messungen von Küenzi ist der Mittelhirnindex der rezenten *Ratiten* (*Struthio*, *Dromaeus*) niedrig, liegt aber größenordnungsmäßig den Werten für viele *Carinaten* (*Pelecanus*, *Phoenicopterus*, *Bubo*, *Strix*) sehr nahe.

Nun sind diese Indices die auch von T. Edinger zum Vergleich herangezogen werden, kaum brauchbar. Zumindest erlauben sie nicht, etwas über die relative Organisationshöhe der Hirnteile und über die Massenverhältnisse auszusagen. Küenzi bestimmt für das ganze Gehirn und

für die einzelnen Hirnteile das „Flächenmaß“ durch Multiplikation von Breite mal Länge. Der Wert für das ganze Gehirn wird = 100 gesetzt. Der Wert für die einzelnen Hirnteile wird in Prozenten der Fläche des ganzen Gehirns ausgedrückt. Der Mittelhirnindex ist also Mittelhirnfläche mal 100:Fläche des ganzen Hirnes. Nun können derartige Berechnungen kaum den Anspruch erheben, verwertbare Aussagen selbst über die Größenrelationen der einzelnen Hirnabschnitte zu machen. Die Umrisse selbst können stark wechseln. Ein Gehirn mit größer maximaler Breite kann rostral sehr schmal sein, wie ein Gehirn andererseits auch überall gleich breit sein kann. Man vergleiche nur unsere Abbildungen von *Apteryx* und *Struthio* oder man vergleiche das rostral schmale Struthiogehirn mit dem Hirn von *Dinornis*. Eine zweidimensionale Flächenmessung kann, abgesehen von diesen Fehlerquellen, naturgemäß auch nicht über die Oberflächengröße eines kompliziert geformten Körpers aussagen. Die stark wechselnde Krümmung ist nicht berücksichtigt. Rückschlüsse auf funktionelle und biologische Wertigkeit sind also aus derartigen Messungen nicht erlaubt. Gewichts- oder Volumenbestimmungen können innerhalb eines Formenkreises annäherungsweise brauchbare Werte geben. Auch dann noch bleibt die für die Funktion wesentliche Feinstruktur außer Berücksichtigung. So kann es nicht wundernehmen, wenn Küenzi selbst zu dem Ergebnis kommt, daß seine Indizes kein naturgemäß getreues Bild der gegenseitigen Größenverhältnisse der Hirnabschnitte, auch nicht der Oberflächenverhältnisse geben. K. stellt dann auch fest, daß das Mittelhirn starken Wechsel in der Größe zeigt und daß diese in keiner deutlichen Beziehung zum Sehvermögen steht. Andererseits findet K. in seinem Augenindex verständlicherweise ein ungefähres Maß für das Sehvermögen. Struthio und Dromaeus fallen dann auch in die Gruppe mit den höchsten Werten, entsprechend ihrer vorzüglichen Sehleistung. T. Edinger betont bereits gegen Küenzi, daß Beziehungen zwischen Augengröße, Sehleistung und Ausbildung des Lobus opticus bei Vögeln bestehen. Nach unseren Erfahrungen an einer sehr großen Anzahl von Vogelarten können wir diese Ansicht von T. Edinger nur bestätigen. Die Untersuchung von Küenzi ist ein Beispiel dafür, wie ein unüberlegtes Spiel mit Zahlenwerten klare morphologische Tatbestände verschleiern und biologische Deutungen unmöglich machen kann. Messungen an biologischen Objekten können schließlich nur den Sinn haben, exakte Aussagen über Größenrelationen zu machen und somit eine Grundlage für eine Wertbeurteilung zu schaffen. Wenn Küenzi schreibt, das nicht die Ermittlung genauer Größenverhältnisse der Gehirnteile untereinander sondern „deren systematische Vergleichung“ seine eigentliche Aufgabe gewesen wäre, so bleibt er uns die Erklärung für den Sinn dieser systematischen Vergleichung unklarer Zahlenwerte schuldig. Der auffallend geringe Wert des Mittelhirnindex für Striges kann natürlich nur aus der eigenartigen Form des Großhirns, die durch Flächenbestimmungen nicht erfaßbar ist, verstanden werden.

4. Die Schädelbasis der Vögel

Feineres Relief, Nervenaustritte

Bevor wir die Verhältnisse bei den uns interessierenden Formen im einzelnen schildern, sei kurz an einem rezenten Vertreter der Carinaten das Bild des Basisreliefs besprochen, denn die Angaben im Schrifttum sind knapp und zureichende Abbildungen fehlen fast ganz. Wir legen unserer Schilderung das Beispiel von *Corvus frugilegus* L. (Abb. 9) zugrunde. Betrachtet man das eröffnete Cavum cranii, so kann man ohne weiteres 2 Hauptkammern unterscheiden, die Endhirnkammer und die Hirnstammkammer, welche auch Tectum und Kleinhirn enthält. Die Grenze zwischen beiden Haupträumen wird durch einen scharfen Limbus gebildet, welcher dicht vor den For. optica verläuft, seitlich neben diesen Öffnungen nach kaudal umbiegt und die Fossa lobi optici lateral

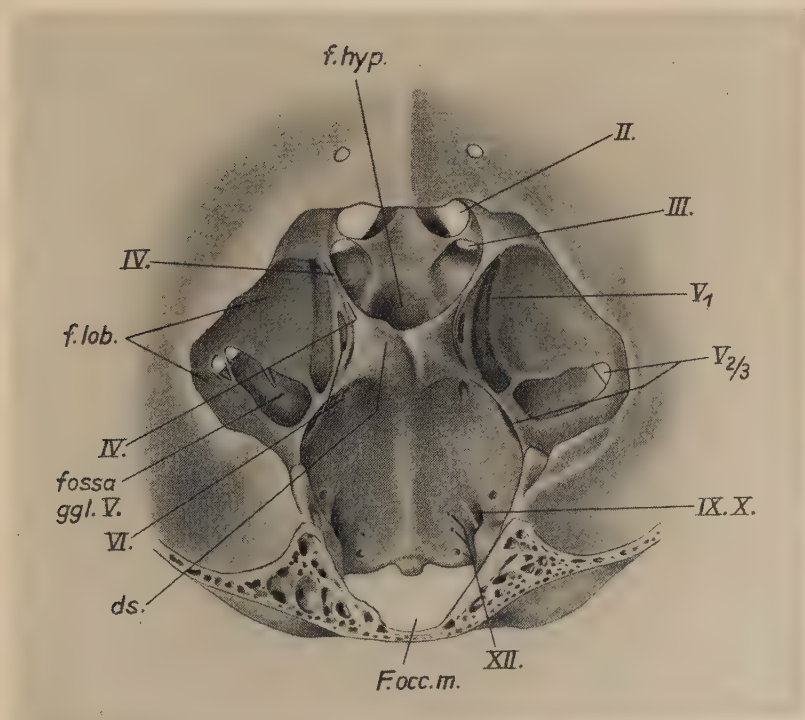


Abb. 9. Ansicht der Schädelbasis von *Corvus frugilegus* von innen her. 3× nat. Gr.

umfaßt und sich sodann nach occipitalwärts als Leiste aufs Prooticum fortsetzt. Hinten verstreicht diese Leiste im Oberrand des Foramen occipitale magnum. Die Hirnstammkammer enthält also alle Nervenaustrittsstellen (außer Olfact.) und umfaßt gleichzeitig die beiden deutlich abgegrenzten Fossae lobi optici. Die Fossae lobi optici konvergieren mit ihrer Längsachse in der Regel nach rostral hin und stoßen hier an den seitlichen Rand der Hypophysengrube, welche sich direkt an das Foramen opticum anschließt. Die Form und Lage der Fossa l. opt. ist entsprechend der Variabilität des Lobus opticus wechselnd.

Foramen opticum: Das Foramen opticum ist in der Ansicht von innen her bei rezenten Vögeln einheitlich. Eine Unterteilung erfolgt erst etwas weiter außen durch das Septum interorbitale.

Bei *Apteryx* findet sich vor der Hypophysengrube ein rinnenförmiger Sulcus für das Chiasma. Die Foramina optici sind durch eine etwa 3 mm breite, vom Septum nasi ausgehende Knochenmasse getrennt. Ganz ähnliche Verhältnisse finde ich bei *Dinornis* und *Euryapteryx*. Der Abstand der beiden For. optici beträgt bei *Dinornis* 7 mm (Abb. 10). Das Foramen opticum ist relativ weit, bei *Struthio* beträgt der Durchmesser 5 mm, bei *Apteryx* immer noch 2 mm. Während das Loch bei den rezenten Arten kreisrund ist, ist es bei *Dinornis* längsoval. Die größte Achse liegt horizontal (Durchmesser 5:3 mm). Bei *Euryapteryx* hingegen ist der Durchmesser wieder kreisrund und auffallend weit ($D = 3$ mm).

Diese relative Weite des Foramen opticum bei *Dinornithes* ist um so auffallender, als das Sehorgan nicht sehr groß gewesen sein kann. Daß der optische Sinn nicht dominierte, ergibt sich auch aus dem Mangel einer Fossa lobi optici und steht im Einklang mit der Hypertrophie des Riechsystems. Auch die Orbita selbst ist im Vergleich mit der anderer Vögel, sehr klein. Die eigenartige und auffallende Form des *Dinornithiden*-Schädels beruht zum großen Teil darauf, daß die kleine Orbita ganz seitlich liegt und der Interorbitalabstand beträchtlich ist. Weiterhin möchte ich aber auf die enorme Ausdehnung der Schläfengrube im Vergleich zur Orbita aufmerksam machen. Diese Verhältnisse liegen bei *Apteryx* sehr ähnlich, fallen aber bei *Dinornis* mehr auf, da diese Arten im Gegensatz zu *Apteryx* einen sehr

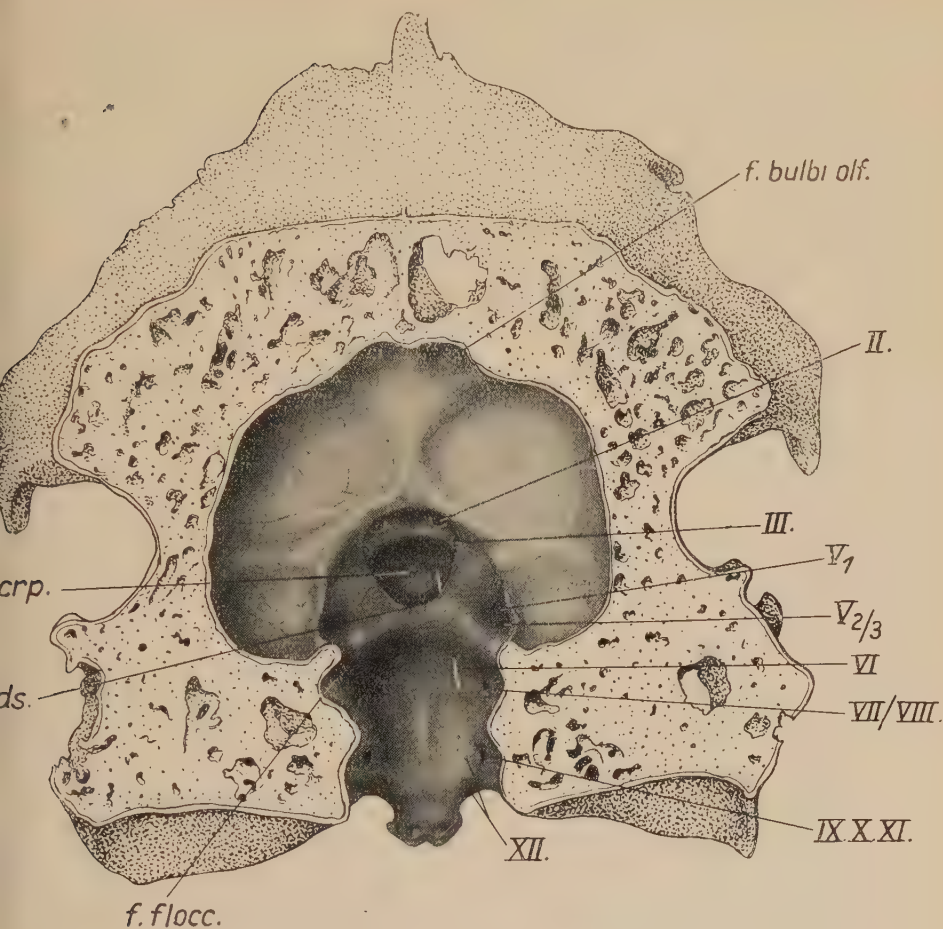


Abb. 10. *Dinornis ingens*, Schädelbasis von innen. nat. Gr. Das gleiche Objekt wie Abb. 1a, b, c

starken Postorbitalfortsatz besitzen. Der größte horizontale Durchmesser beträgt

Orbita		Temporalgrube	
<i>Dinornis</i>	32	32 mm	1:1
<i>Apteryx australis</i>	11	14 mm	0,78:1
<i>Corvus frugilegus</i>	20	7 mm	6,3 :1
<i>Athene noctua</i>	22	3 mm	7,3 :1
<i>Struthio camelus</i>	45	14 mm	3,2 :1
<i>Rhea americana</i>	35	16 mm	2,1 :1

Austritt der Augenmuskelnerven und des Ophthalmicus (V₁): Die Öffnung für den Oculomotorius schließt sich bei *Corvus* ventral

und lateral dicht ans For. opticum an (Abb. 9). Hirnwärts setzt sich eine Rinne für den Nerven seitlich der Hypophysengrube fort. Diese wird seitlich durch eine hohe aber dünne Knochenlamelle begrenzt. Wingstrand beschreibt unmittelbar medial des For. oculomotorii bei *Pica* ein selbständiges Foramen venae ophthalm. int., welches ich bei *Corvus* vermisste. Der Trochlearis verläuft in einer feinen Rinne auf dem Kamm der erwähnten Knochenlamelle und besitzt ein eigenes Foramen, das sich dicht oberhalb des Foramen opticum in die Orbita öffnet. Dasselbe fand Barnikol 1953 für *Buteo*. Der Abducens tritt bei *Corvus* seitlich durch das Dorsum sellae (Abb. 9), verläuft sodann in einer teilweise knöchern überdachten Rinne in der Seitenwand der Knochenlamelle und betritt die Orbita durch eine selbständige Öffnung, die sich unmittelbar dem seitlichen Rand des Foramen oculomot. anschließt. Wegen der engen topographischen Beziehungen sei hier der Ophthalmicus angeschlossen. Dieser Nerv zieht vom Ganglion trigemini in einer deutlichen Rinne (Abb. 9) dicht seitlich und basal an der Knochenlamelle, die den Oculomotorius lateral begrenzt, zu seiner Austrittsöffnung in die Orbita. Die Rinne ist in ihrem Anfangsteil von einer zarten Knochenspange überbrückt, im übrigen aber gegen das Cavum cerebrale offen. Die Öffnung in der Orbita liegt direkt über dem Foramen oculomotorii und ist viel enger, wie letztere. Barnikol findet die Lage des Foramen ophthalmici bei *Buteo* dorsal vom Foramen nervi VI und etwas kaudal vom Foramen N. III. Die Verhältnisse wechseln bei den Vögeln sehr. Als Regel läßt sich jedoch angeben, daß der N. IV. am weitesten dorsal, darunter der N. III, noch etwas weiter unten oder auch kaudal (bzw. lateral) der N. VI die Orbita betritt. Der feine Abducenskanal kann sich direkt ins For. N. III öffnen. Verschmelzungen der Foramina III und IV, seltener auch der For. III, IV, V, VI kommen vor. Marinelli fand alle 4 Öffnungen verschmolzen bei *Ardea* und *Sula*. Diese Angabe kann ich bestätigen, doch sind die Durchtrittsöffnungen für IV und VI als Incisuren an For. III abgrenzbar.

Trigeminus: Die Trigeminuswurzel begibt sich bei *Corvus* von medial hinten her unter einer schmalen Knochenspange in die Fossa lobi optici. Hier findet sich am medialen Rand eine flache Grube, welche das Ganglion trigemini aufnimmt (Abb. 9). Aus dieser Grube verläuft nach rostral die Rinne für den Ophthalmicus. V_{2,3} verlassen durch eine große selbständige Öffnung den

Schädel. Es handelt sich um das Foramen prooticum (Gaupp), zwischen Prooticum und Keilbeinkomplex gelegen. Es findet sich topographisch etwa an der tiefsten Stelle der Fossa lobi optici.

• *Austritt der Nervi III, IV, V₁, V_{2/3}, VI bei Ratiten:* Bei *Dinornis* und *Euryapteryx* finde ich folgende Besonderheiten. Das Foramen N. III ist deutlich, wenn auch auffallend eng. Es mündet seitlich unter dem Limbus in den oberen Teil der Hypophysengrube i. w. S. und hat einen Abstand vom Foramen opticum von 4 mm. Die äußere Öffnung liegt jedoch unmittelbar hinter dem For. opticum. Am Ausguß des Endocraniums ist der Anfangsteil des III-Verlaufes deutlich (Abb. 1 b). Ein selbständiges Foramen N. IV war nicht auffindbar. Der Abducens tritt durch eine selbständige Öffnung recht weit hinten durchs Dorsum sellae (Abb. 10). Der Kanal läßt sich bis in die Hypophysengrube verfolgen. Der terminale Verlauf ist nicht abklärbar. Eigenartig sind die Verhältnisse am N. V. An typischer Stelle findet sich eine weite trichterförmige Öffnung (Abb. 10). Von hier aus läßt sich in Richtung nach vorn ein Ophthalmicuskanal im massiven Knochen sondieren. Er ist, was vor allem in Hinblick auf die Verhältnisse von *Apteryx* wichtig ist, sehr dünn und öffnet sich dicht über dem For. nervi III in die Orbita. Nerv. V_{2/3} haben die typische gemeinsame prootische Öffnung. Die endokraniale Austrittsöffnung ist einheitlich, doch ist das Foramen an der äußeren Seite unterteilt. Sehr eigenartige Verhältnisse liegen bei *Apteryx* vor. Auf den Olfactoriusaustritt kann hier nicht eingegangen werden, da zur Klärung der strittigen Verhältnisse Schnittserien notwendig wären. Ich finde keinen Anhaltspunkt für die Ausbildung einer echten Lamina cribrosa (Owen, Ke-steven). Entsprechend den sehr voluminösen Bulbi olfact. ist die Kontaktfläche zur Nasenkapsel sehr breit. Doch können die sehr subtilen Strukturen am mazerierten Schädel nicht sicher beurteilt werden.

Hier soll auf einen sehr überraschenden Befund hingewiesen werden. Bei allen untersuchten *Apteryx*-Schädeln teilt ein hoher schmaler Knochenkamm (Höhe 4 mm, Länge 11 mm bei *Apt. australis*) die Kammern der beiden Riechlappen voneinander ab (Abb. 14). Die Bildung erinnert vollkommen an eine Pars ossea falcis, wie sie bei einigen Säugern vorkommt (Hochstetter, Hofer, Starck). Über die Hirnhäute von *Apteryx* ist nichts bekannt, über die Verhältnisse bei anderen Vögeln hoffe ich

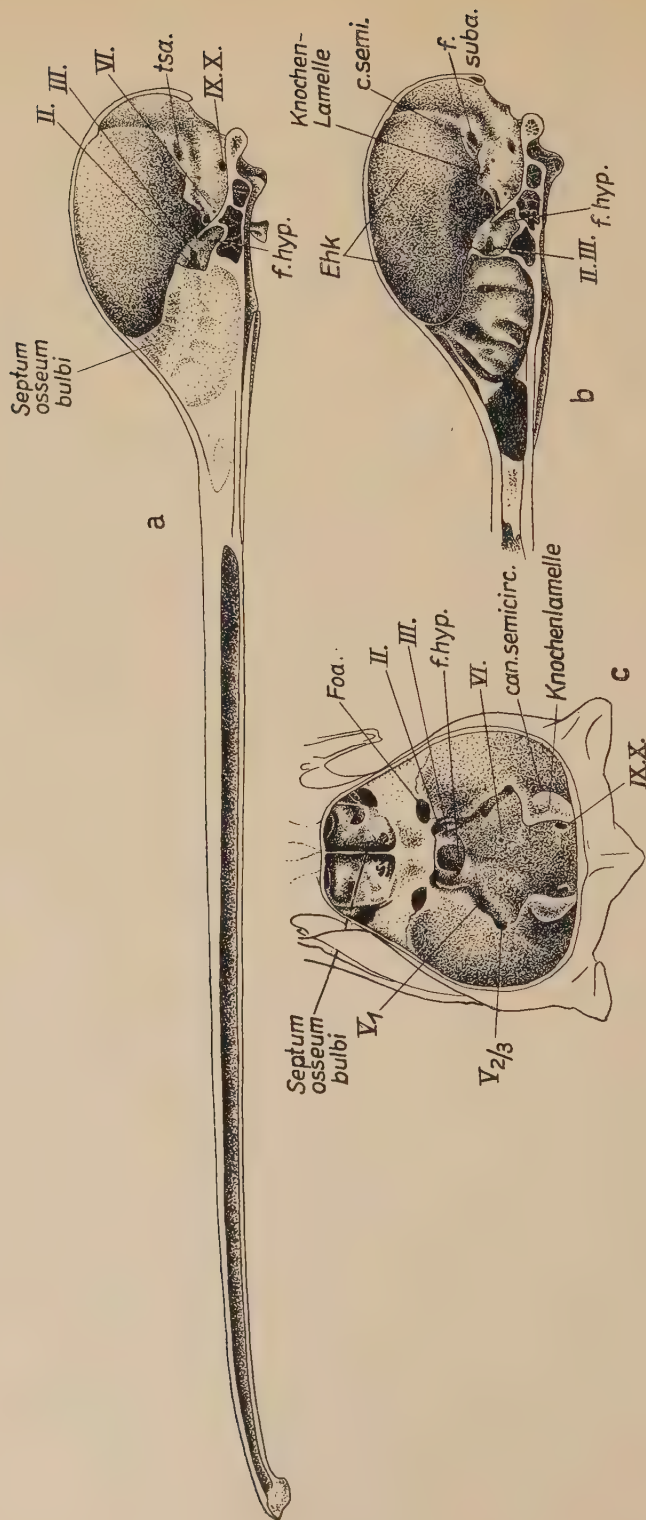


Abb. 11. Schädel Medianschnitt a, b apteryx Australis, c Apteryx mantelli Bartl. a) Nasenseptum und Septum osseum bulbi erhalten. b) Überlagerung des hinteren Nasenabschnittes durch das Endhirn. a, b: nat. Gr. c, um $\frac{1}{4}$ vergrößert

demnächst berichten zu können. Da bisher eine echte Falxbildung bei Vögeln — entgegen der Angabe von Grau — nirgends nachgewiesen ist, möchte ich in diesem Septum bulbi ein Derivat des Nasalseptums sehen. Die Foramina optica sind getrennt. Während Parker ein einheitliches For. II—III abbildet, finde ich an allen 3 Schädeln ein Foramen III, das sich direkt an das Foramen opticum kaudal anschließt, allerdings nur durch eine sehr zarte Scheidewand, die möglicherweise bindegewebig bleibt, von diesem getrennt ist (in den Abb. verdeckt). Vor dem For. opticum bleibt die weite Fontanella orbitalis sup. (Parker) offen. Ein selbständiges IV Foramen ist nicht auffindbar. Parker gibt eine gemeinsame Austrittsöffnung für die Nn. II, III, IV an. Ein Foramen n. VI ist sehr weit kaudal (Abb. 11) etwa in Höhe des $V^{2/3}$ -Austrittes nachweisbar. Es liegt am Ende einer zarten Rinne, durchbohrt das Dorsum sellae und setzt sich in einen Kanal fort, der in die Hypophysengrube mündet. Von hier aus läßt sich als Fortsetzung ein Kanal sondieren, der dicht hinter dem For. n. III in die Orbita mündet. Die gemeinsame Grube für Trigeminstamm und Ganglion ist nicht von Knochen überbrückt. Die Öffnungen für V_1 und $V_{2,3}$ sind deutlich und weiter voneinander getrennt als bei *Dinornis*. Eine Ophthalmicusrinne fehlt, statt dessen ist ein Kanal wie bei *Dinornis* vorhanden. Das Foramen prooticum ist nicht unterteilt.

Struthio ähnelt dem vogeltypischen Verhalten durch Ausbildung einer tiefen Fossa lobi optici (Abb. 12). Das sehr weite Foramen opticum ist einheitlich und liegt direkt vor der Hypophyse. Ein Foramen oculomotorii ist abgegrenzt. Es ist bei Berücksichtigung der Körpergröße recht eng. Der Austritt des N. IV erfolgt an dem mir vorliegenden Schädel (Abb. 12) links durch eine selbständige Öffnung. Rechts ist diese mit dem For. N. III zusammengefloßen. Der Abducens tritt weit hinten (Abb. 12) durch das Dorsum sellae. Der Kanal läßt sich von hier bis dicht hinter die endokraniale Öffnung des Foramen N. III sondieren. Er biegt sodann nach medialwärts und abwärts und verläßt den Schädel durch ein eigenes Loch, dessen innere Öffnung am seitlichen oberen Rand der Hypophysengrube zu sehen ist (Abb. 12). Die äußere Öffnung liegt an typischer Stelle, dicht unter dem Foramen N. III. Die gemeinsame Grube für Stamm und Ganglion des Trigemini liegt am medialen Boden der Fossa lobi optici. Die Austrittskanäle für den V_1 wie für den

V_{23} sind im Vergleich mit *Apteryx* und *Dinornis* außerordentlich eng. Der Trigeminiussstamm und das Ganglion sind nicht knöchern überbrückt, hingegen ist der Ophthalmicuskanal fast in ganzer Länge von Knochen überdacht, scheint aber durch die dünne Knochenlamelle hindurch (Abb. 12).

Während die dünne Knochenlamelle, welche sich zwischen V_1 und III einschiebt, und welche die seitliche Wand der Hypophysengrube bildet, bei vielen Carinaten, so bei *Corvus* eine hohe gratartige Platte bildet, fehlt eine entsprechende Bildung bei den von uns untersuchten *Ratiten*. Die seitliche obere Kante der Hypophysengrube liegt horizontal, ist aber nicht über das Niveau der Fossa lobii optici erhoben. Dies Verhalten ist bei der geringen Massenentfaltung des Lobus opticus bei *Dinornis* und *Apteryx* verständlich, trifft aber auch für *Struthio* zu.

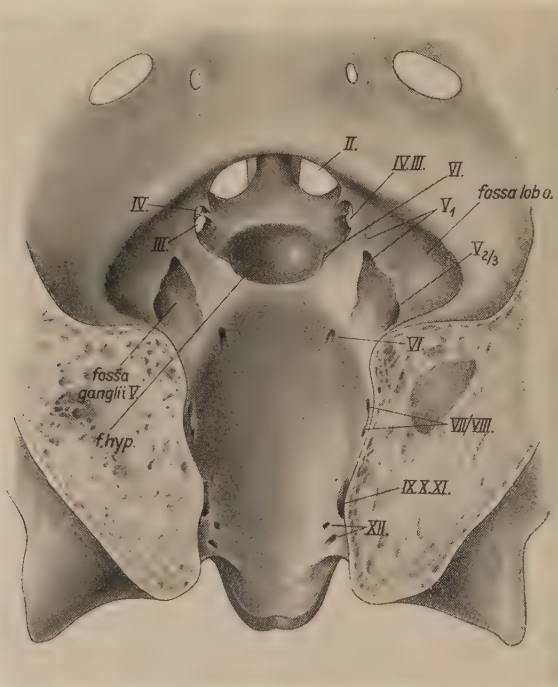


Abb. 12. *Struthio camelus*, Schädelbasis von innen, $\frac{5}{8}$ nat. Gr.

grube bildet, bei vielen Carinaten, so bei *Corvus* eine hohe gratartige Platte bildet, fehlt eine entsprechende Bildung bei den von uns untersuchten *Ratiten*. Die seitliche obere Kante der Hypophysengrube liegt horizontal, ist aber nicht über das Niveau der Fossa lobii optici erhoben. Dies Verhalten ist bei der geringen Massenentfaltung des Lobus opticus bei *Dinornis* und *Apteryx* verständlich, trifft aber auch für *Struthio* zu.

Durchtrittsöffnungen der Nervi IX, X, XI, XII: Der Austritt der hinteren Kopfnerven zeigt bei den untersuchten *Ratiten* wenig Besonderheiten. Der Facialis betritt in unmittelbarer Nachbar-

schaft des VIII in einem flachen Grübchen (Meatus acusticus internus) das Oticum. Der Meatus liegt bei *Dinornis* dicht unter der sehr seichten Grube, welche den Flocculus aufnimmt. Bei *Apteryx* und *Struthio* entspricht dem Flocculus eine recht tiefe Fossa subarcuata. Sie liegt über und etwas hinter dem inneren Gehörgang. Am Grunde des Meatus acusticus internus ist das Facialisloch (vorne) von den Durchtrittsstellen der VIII-Äste knöchern abgegrenzt. Die Nn. IX, X und XI verlassen den Schädel gemeinsam durch das Foramen metoticum, welches bei allen Formen an der endokranialen Seite einheitlich erscheint. Im Gegensatz zu vielen *Carinaten* ist an den untersuchten Ratiten auch außen keine Unterteilung sichtbar. Alle untersuchten *Ratiten* besitzen jederseits 2 Hypoglossuslöcher.

Verlauf der Arteria carotis: Der Verlauf der Carotis interna der Vögel ist kürzlich von Wingstrand 1951 (pg. 264 ff.) eingehend beschrieben worden, so daß wir uns kurz fassen können. Alle untersuchten Formen besitzen einen knöchern umschlossenen Basikranialkanal der dicht vor der Paukenhöhle, an deren unterem Rand beginnt. Der Carotiskanal öffnet sich in den occipitalen Teil der Hypophysengrube. Die Aa. carotides bilden hier die Carotisquerkommissur aus, von welcher die Hirnarterien ihren Ursprung nehmen. Die Querkommissur erscheint bei *Dinornithes* (wie bei *Aepyornithes*) als dickes Quergefäß, während bei *Apteryx* eine longitudinal verlaufende Anastomose nachweisbar ist. Bei *Struthio* finden sich ähnliche Verhältnisse wie bei *Dinornis*, doch ist der Kanal bei *Struthio* wesentlich enger. Wingstrand fand den Quertyp des Gefäßes bei *Passeres*, *Caprimulgus*, *Gallus*, *Sephanoides* und *Apus*. Bei primitiven mesomyoden *Passeres* anastomisieren die Carotiden nicht. Der longitudinale Typ fand sich bei *Columba*, *Larus*, *Anseres*, *Strix* und einigen *Porcellari-formes*. Ich halte es für verfehlt, aus der Weite des Carotiskanales Rückschlüsse auf die Größe der Hypophyse zu ziehen, da das Gehirn im wesentlichen aus diesem Stromgebiet gespeist wird. Der auffallende Kaliberunterschied zwischen *Struthio* und *Dinornis* ist nicht erklärt.

Canalis craniopharyngeus: Owen beschrieb bei *Dinornithes* eine feine mediane Öffnung am Boden der Hypophysengrube als Venenkanal. Wiman fand einen entsprechenden Kanal bei *Aepyornis hildebrandti*, *medius* und *maximus*. T. Edinger konnte bei *Mullerornis* diesen Kanal nicht auffinden. Sie ist

geneigt, diese Öffnung als Canalis craniopharyngeus zu deuten und sein Auftreten mit dem Gigantismus in Verbindung zu bringen. Wingstrand fand Reste einer epithelialen Verbindung der Pars distalis der Hypophyse mit dem Epithel des Rachendaches und einen entsprechenden Knochenkanal bei vielen rezenten *Carinaten* (*Porcellariiformes*, *Spheniscus*, *Anseres*, *Passerines*, *Gallus pull.* und vor allem bei *Corvus* und *Pica*). Ich selbst fand den Kanal sehr deutlich bei *Dinornis*, angedeutet bei *Apteryx mantelli* aber nicht bei *Struthio*. Nach dem Gesagten besteht wohl keine Möglichkeit mehr, das Vorkommen des Kanales mit der absoluten Körpergröße in Zusammenhang zu bringen (Abb. 10).

Das Relief der Bogengänge und die Umgebung des Kleinhirns

Der vordere vertikale Bogengang ist bei Vögeln sehr deutlich an der Innenfläche des Craniums sichtbar. Er steigt steil aufwärts und ist in seinem Anfangsteil gerade oder leicht konkav. C. Werner 1933 bringt diese spezielle Form und Anordnung mit der mächtigen Entfaltung des Mittelhirnes bei Vögeln in Zusammenhang. Die Verlagerung dieses Bogenganges kann so weit gehen, daß er über das Crus commune hinweg verschoben wird und von hinten her in dieses einmündet. Schließlich kann es sekundär zu Verschiebungen der übrigen Bogengänge kommen, so daß der hintere vertikale Bogengang schließlich von vorne her ins Crus commune mündet. Es lassen sich bei rezenten Vögeln alle Grade dieser Umlagerungsprozesse nachweisen und mit der jeweiligen Lage des Lobus opticus in Korrelation setzen (Einzelheiten bei Werner l. c.). Bei *Struthio* steigt die Seitenwand der Hirnkapsel, seitlich vom Kleinhirn vertikal an. Basal sind vorne Foramen VII/VIII und hinten Foramen IX/X sichtbar. Über diesen Öffnungen erscheint das Relief des vorderen vertikalen Bogenganges mit der tiefen Fossa subarcuata. Direkt rostral schließt die Fossa lobi optici an. Prinzipiell ähnliche Verhältnisse finde ich bei vielen *Carinaten*. Völlig abweichend ist das Bild aber bei *Apteryx*. Ich habe mich durch Aufhellung des Craniums von der genauen Lage der Bogengänge überzeugen können. Betrachtet man die Schädelbasis von oben her (Abb. 11 c), so fallen sofort zwei Knochenplatten auf, welche sich horizontal gegen das Kleinhirn vorschieben. Der Befund ähnelt stark dem eines verknöcherten Tentorium. Diese horizontalen Knochenlamellen

nehmen ihren Ursprung von der Labyrinthkapsel. Sie springen so weit gegen das Cavum cranii vor, daß der Einblick von oben in den Meatus acusticus int. und das For. metoticum verdeckt wird. An einer Stelle, die etwa dem Vorderrand des Cerebellum entspricht, biegen die Lamellen in scharfem Knick nach vorn seitlich aus und verstreichen in der Gegend des Foramen $V_{2/3}$. Diese Verhältnisse bedingen, daß oberhalb der Lamelle eine Etage des Endhirncavums sich rechts und links neben dem Hirnstamm bis an die Occipitalwand des Craniums heranschiebt. Dieser Raum enthält den Occipitalteil des Telencephalon. Während bei Vögeln im allgemeinen, so auch bei *Struthio* und *Dinornis* die Endhirnkammer gar nicht oder nur wenig über eine Transversalebene durch den Hintergrund der Lobi optici hinausreicht, dehnt sich das Endhirn bei *Apteryx* seitlich des Hirnstammes bis zur Occipitalfläche des Schädels aus. Ähnliche Verhältnisse finde ich angedeutet bei Eulen, nur ist hier — entsprechend der kugligen Form des Endhirns der Vorderrand dieses Endhirnbodens fast quer gestellt. Während bei Eulen der vordere vertikale Bogengang in den Rand dieses Endhirnbodens eingebaut ist, liegt der Bogengang bei *Apteryx* in einem beträchtlichen Abstand von diesem Rand (Abb. 11). Darin besteht also eine wesentliche Besonderheit beim Kiwi, die ich bei keinem anderen Vogel in ähnlicher Form fand. Die vom Prooticum ausgehende horizontale Knochenplatte schiebt sich als progressive Bildung nach medialwärts vor und übernimmt gewissermaßen die funktionelle Bedeutung eines Tentoriums (Analogie). Der Medialrand dieser Lamelle ist etwas verdickt. Ich habe mich durch vorsichtige Präparation an einem Kopf und durch Aufhellung von 2 Schädeln in Benzol aber sicher davon überzeugen können, daß der Rand keinen Bogengangsanteil enthält. Der am weitesten nach dorsalwärts reichende Bogengang, der vordere vertikale, — bleibt also im wesentlichen unter dem Niveau der erwähnten Knochenlamelle und wölbt sich nur mit seinem Scheitel etwas gegen das Occipitalhirn von unten her vor. *Dinornis* zeigt wie *Euryapteryx* ein ganz anderes Bild. Die Endhirnkammer erreicht hinten seitlich das Querschnittsniveau des For. $V_{2,3}$. Der Raum für Medulla oblongata und Cerebellum schließt sich also wie ein Stiel an die breite Endhirnkammer an. Die Seitenwände der Kleinhirnkammer sind wenig modelliert und stehen fast senkrecht. Die Bogengänge

sind in die massiven, kaum pneumatisierten Knochenmassen der Labyrinthkapsel eingebettet und beeinflussen das Relief des Cavum cranii kaum.

5. Die Gestaltung der Basis am Medianschnitt und die Knickungsverhältnisse am Schädel der Ratiten

Auf Marinelli geht die Unterscheidung der Haupttypen des Vogelschädels in Streck- und Knickschädel zurück. Beim Streckschädel setzt nach Marinellis Definition die Schnabelachse die Richtung der Basis des Hirnschädels fort, während beim Knickschädel die Hirnachse gegen die Schnabelachse aufgerichtet erscheint. Der Knickschädel wird als sekundäre Anpassung an die Tragart des Kopfes gedeutet und findet sich bei der Mehrzahl der Vögel.

Marinelli 1928 gibt an, daß sämtliche *Ratiten* einen Streckschädel besitzen. Er räumt ihnen jedoch dann eine Sonderstellung ein „weil sie zwar keine Knickung zeigen, aber nicht jenen charakteristischen, reptilähnlichen Gesamtcharakter tragen, wie die anderen, karinaten Gruppen“. Leider wird nicht weiter ausgeführt, was unter diesem reptilähnlichen Gesamtcharakter, der für *Carinaten* typisch sein soll, zu verstehen ist. Die Gestaltwandelprozesse am Vogelcranium bringt Marinelli in Zusammenhang mit der Schnabelfunktion und mit der Tragart des Kopfes. Die Formbildungsprozesse am Hirn und ihren Einfluß auf die Schädelform erwähnt M. nicht. Mit Recht weist Barnikol darauf hin (1951), daß die Schnabelachse, wie überhaupt ein Teil des Spangenapparates zweckmäßigerweise nicht zur Beurteilung der Gestaltung der Hirnkapsel herangezogen werden darf. Barnikol erkannte die Bedeutung der Hirnlage bei Vögeln und brachte diese Elevation des Gehirnes in Zusammenhang mit der Größenzunahme der Augäpfel und der Massenzunahme des Gehirnes selbst. Die Beurteilung der Hirnelevation kann nur durch ein Bezugssystem am Neurokranium möglich sein. Barnikol führt weiter überzeugende Argumente dafür an, daß extreme Streckschädel, — wie etwa *Phalacrocorax* — nicht primitiv sind. Als Ausgangsform denkt er vielmehr an einen, dem Streckschädel nahe stehenden, nicht extremen Typ, wie ihn die *Anseriformes* zeigen. Die extremen Formen von Knick- und Streckschädeln wären Spezialanpassungen (s. auch Duijn 1951). Als weiteres Argument für diese evolutive Bewertung der genannten Typen

darf ich erwähnen, daß Portmann auf Grund von Untersuchungen des Wachstumsablaufes die *Anseriformes* als primitive, die *Steganopoden* aber als evoluierte Gruppe bewertet. Auch der relativ hohe Cerebralisationsgrad der *Steganopoden* und der Ontogenesetyp (Nesthocker) läßt sich in dieser Hinsicht anführen (Portmann 1946).

Die neueren Untersuchungen (Hofer, Kummer, Starck) über die kraniocerebralen Korrelationen haben immer mehr gezeigt, daß Hirn- und Visceralschädel sehr weitgehend selbständig in ihrer Differenzierung sind. Auf diese Erkenntnis baut Hofer konsequent seinen neuen Typisierungsversuch des Vogel- und Säugerschädels auf. Hofer hat klar herausgearbeitet, daß die Unterscheidung von Knick- und Streckschädeln nicht zur Kennzeichnung des Typs, auch nicht des Basistypes genügt.

Er geht vom orthokranialen Typ aus, der durch die Lage des Kieferschädels in der Verlängerung der Hirnschädelachse gekennzeichnet ist. Das Gehirn ist gestreckt. Von diesem Typ leitet sich der klinorhynche Schädel durch Abknickung des Kiefertelles nach ventral ab. Beim aiorhynchen Typ ist der Gesichtsschädel nach dorsal gehoben. Beim airencephalen Typ, der bei Vögeln recht häufig vorkommt, ist der Oberkiefer kaum oder wenig dekliniert, der Hirnschädel jedoch eleviert. Das Hirn wird durch die Bulbi gewissermaßen aufgerichtet. Auf den Sonderfall von *Tarsius* (klinokranial) habe ich kürzlich hingewiesen (Starck 1953). Es kann nun keine Frage sein, daß für Säugetiere eine, dem orthokranialen Typ sehr nahestehende Schädelform (mäßige Klinorhynchie) primitiv ist. Für Vögel liegen die Dinge vermutlich etwas anders. Man ist geneigt, Schädel- und Hirntyp der Vögel von dem der Reptilien abzuleiten. Die meisten rezenten Formen (*Chelonier*, *Lacerta*, *Crocodilier*) zeigen nun eine typisch gestreckte Hirnlage. Es ist aber verfehlt, aus diesem häufigen Befund etwa den Schluß zu ziehen, daß die Reptilien schlechthin einen orthokranialen Typ darstellen. Wie mir Präparate von Frl. Dr. Trost, der ich für Überlassung dieses Befundes zu danken habe, zeigen, ist das Gehirn bei verschiedenen *Agamiden* in wechselndem Ausmaß, aber stets deutlich eleviert. In besonders starkem Maße zeigen die *Chamaeleontia* eine Hirnelevation (Abb. 13). Diese Hirnaufrichtung geht immer parallel der Vergrößerung der Augäpfel. Sehr deutlich scheint mir diese Hirnelevation nach den Abbildungen von T. Edinger am Gehirn von *Pterodactylus* zu erkennen. Die

Schädelkonfiguration von *Aetosaurus*, *Euparkeria*, *Archaeornis* und anderen Stammformen (Abb. bei Heilmann 1926) scheint mir ein ähnliches Verhalten wahrscheinlich zu machen. Ich komme also zu der Schlußfolgerung, daß der airencephale Schädeltyp schon im Reptilstamm entstanden ist, in Korrelation mit zunehmender Größe der Bulbi und der Lobi optici, daß er von hier bereits in die Stammlinie, die zu den Vögeln führt, übernommen wurde und daß er somit als primitiver Typ für Vögel zu be-

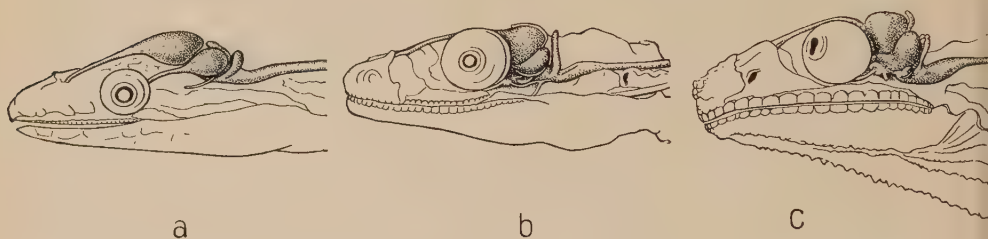


Abb. 13. Lagebeziehungen des Gehirns im Schädel bei Lacertiliern. Beachte die zunehmende Auf-
richtung des Gehirns im Zusammenhang mit der Vergrößerung der Augäpfel. a) *Lacerta laevis* Gray
b) *Agama caucasica* Eichw. c) *Chamaeleo pardalis* Cuvier. a: $\frac{2}{3}$, b, c: $\frac{1}{4}$ nat. Gr. Original

werten ist. Die extrem orthokranialen Vogelschädel (*Phalacrocorax*, *Anhinga*, *Ardeae*, *Mergus*, *Podiceps*, *Galliformes*, *Otididae*) wären also sekundäre Anpassungsformen. Hofer hat den orthokranialen Typ der *Steganopoden*, *Ardeae* usw. bereits als Anpassung aufgefaßt, war aber noch geneigt, den Typ von *Gallus*, *Tetrao*, *Otis* als primitiv zu bewerten.

Bei der großen Gruppe der *Galliformes* liegen die Verhältnisse sicher nicht einheitlich. So finde ich bei *Phasianus colchicus* beispielsweise ein recht stark eleviertes Gehirn (Hofer hat *Gallus dom.* und *Tetrao urogallus* untersucht). Auch die *Tinamiformes* besitzen nach eigener Beobachtung einen leicht airencephalen Typ. Untersuchen wir nun zunächst die Verhältnisse bei Ratiten u. z. beginnen wir mit *Struthio*: Betrachtet man einen median durchschnittenen Schädel, so zeigt sich (Abb. 14), daß die Schnabelachse etwa die Richtung der pharyngealen Hirnbasisrichtung fortsetzt. Das Hirn jedoch ist deutlich eleviert. Zur Orientierung benutzen wir eine Horizontale, die durch Basion und Tubenostium gegeben ist. Die Richtung der Hirnachse läßt sich am Vogelschädel annähernd durch eine Gerade angeben, welche vom Basion aus zum Oberrand des Foramen opticum gezogen wird. Der von beiden Geraden gebildete Winkel mit Scheitel am Basion be-

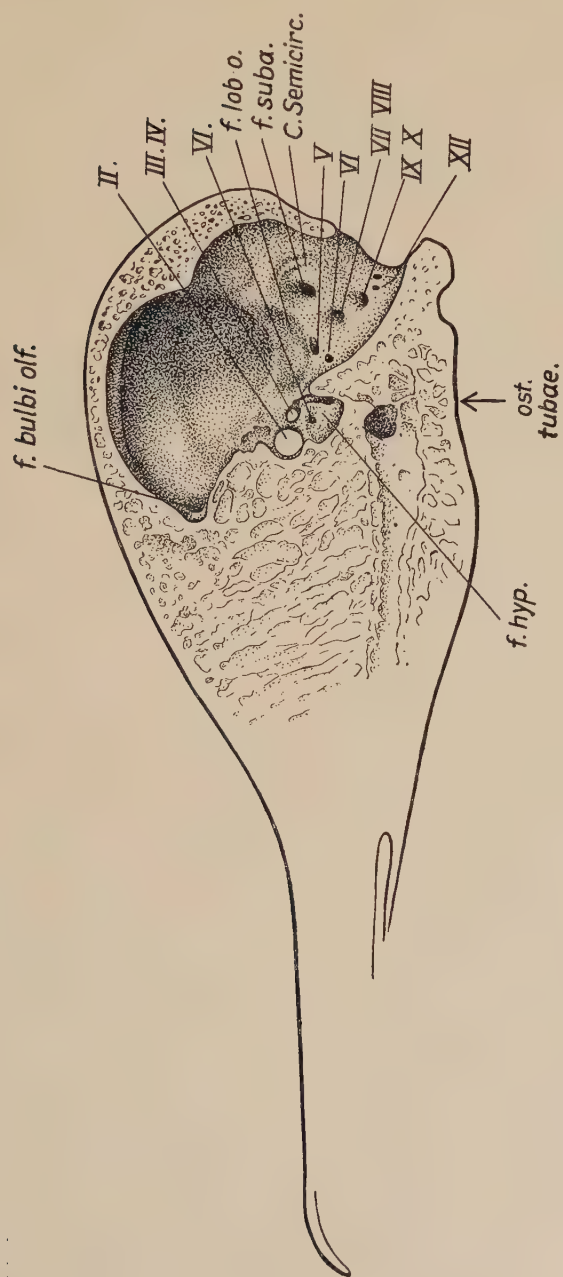


Abb. 14. *Struthio camelus*. Mediansagittalschnitt durch den Schädel. $\frac{3}{4}$ nat. Gr.

trägt bei *Struthio* 45°. Entsprechende Verhältnisse finde ich bei *Rhea*, etwas weniger ausgesprochen bei *Dromaeus* und *Casuarus*.

Tabelle E

Winkel Basion-Foramen opticum/Basion-Tubenostium
mit Scheitel am Basion.

<i>Struthio camelus</i> 45°,	<i>Rhea americana</i> 45°
<i>Dromaeus novaehollandiae</i> 40°,	<i>Apteryx australis</i> 20°,
<i>Casuarus spec.</i> 40°,	<i>Dinornis ingens</i> 15°.

Es bleibt unklar, welche Befunde Marinelli veranlaßten, den Ratitenschädel generell als Streckschädel aufzufassen.

Ein ganz anderes Bild zeigt *Apteryx* (Abb. 11). Bei dieser Gattung hat das Hirn eine gestreckte Lage im Cavum cranii. Die Basis besitzt vor der Hypophysengrube eine deutliche Stufe, welche durch die für Vögel einzigartige Entfaltung des Turbinalteiles der Nase verursacht ist (Abb. 11) und eine leichte Elevation vortäuscht. Die Schnabelachse setzt die Richtung der Schädelbasis direkt fort. *Apteryx* hat also einen orthokranialen Schädeltyp. Wir betrachten dieses Verhalten aber als sekundär, denn unsere Ausführungen über das *Apteryxhirn* hatten wohl eindeutig gezeigt, daß alle Besonderheiten des Gehirns dieser seltsamen Form, so primitiv sie auch prima vista erscheinen mögen, Spezialisierungen sind. Das Gehirn läßt sich in allen entscheidenden Form- und Strukturmerkmalen auf den Typ eines echten Vogelgehirnes zurückführen. Sehr überraschend ist nun der Befund bei *Dinornithes*. Wir legen unserer Beschreibung den Medianriß des Hirschädels von *Dinornis ingens* zugrunde (Abb. 15). Der Riß wurde mit dem Perigraphen von dem horizontal aufgeschnittenen Cranium genommen. Leider fehlt der Schnabelteil. Doch kann ich nach dem Gipsabguß eines intakten, gleichgroßen Schädels derselben Art, den ich ebenfalls der Liebenswürdigkeit von Herrn Dr. Bachmayer Wien verdanke, zuverlässige Aussagen über den Verlauf der Schnabelachse machen. Hirschädelbasis und Schnabel liegen etwa in gleicher Richtung, die Schnabelspitze ist etwas gesenkt. Das Hirncavum selbst ist völlig gestreckt (Abb. 15). Die enorme Ausdehnung der Hypophysengrube und das vor derselben gelegene Chiasmafach sind klar erkennbar. Das Foramen occipitale blickt direkt nach hinten. Im Medianschnitt erscheint die Endhirnkammer niedrig und klein. Vor dem Sulcus chiasmatis finden wir eine fast rechtwinklige Stufe in der praesel-

laeren Basis. *Dinornis*, — das gleiche gilt für *Euryapteryx*, — ist also extrem orthokranial. Es ergibt sich nun die Frage, ob wir es hier doch mit einem Primitivtyp zu tun haben, eine Frage, die ernstlich diskutiert werden muß, da es sich offensichtlich um eine altertümliche Gruppe handelt. Ich glaube, diese Frage verneinen zu können. Die Formanalyse des *Dinornithidengehirns* hatte eindeutig ergeben, daß es sich um ein typisches Vogelhirn handelt, dessen Besonderheiten sich aus drei Faktoren erklären lassen,

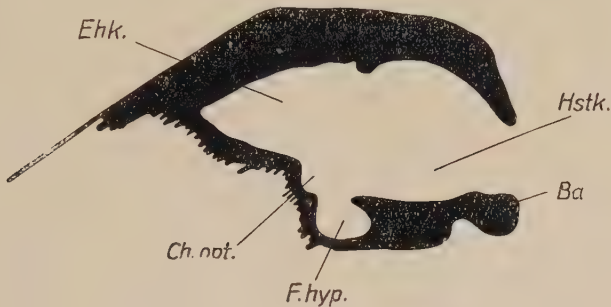


Abb. 15. *Dinornis ingens*. Mediansagittalschnitt des Hirnschädels, nat. Gr.

einmal aus der Reduktion der optischen Systeme, dann aus der beginnenden Hypertrophie des olfaktorischen Apparates und schließlich aus der absoluten Körpergröße. Der orthokraniale Typ von *Dinornis* ist wahrscheinlich von einem primitiven *Struthio*-ähnlichen Typ abzuleiten. Die Größenreduktion der Augen und damit Hand in Hand gehend die Reduktion der Lobi optici ließ die Faktoren wegfallen, welche die Elevation des Gehirns verursacht hatten. Das Beispiel ist also gewissermaßen ein experimentum crucis für unsere Deutung von der für Vögel primären Natur der Airencephalie. Die sekundäre Natur dieser Augenreduktion ergibt sich aus dem Vorhandensein der kleinen typisch basal gelegenen Rudimente der Lobi optici. Das *Dinornis*hirn kann sicher nicht als Zwischenglied zwischen der Hirnform rezenter Vögel und reptilhafter Vogelalphen aufgefaßt werden. Interessant ist auch der Vergleich zwischen *Dinornis* und *Apteryx*. Hierbei ist zunächst die verschiedene absolute Körpergröße in Rechnung zu setzen. Dementsprechend ist die Muskulatur und das durch diese verursachte Relief des Schädels (Postorbitalfortsatz) bei *Dinornis* extrem stark ausgebildet. Der breite Schädeltyp und der relativ kurze breite Schnabel, entsprechend die breite Hirnform bei

Dinornithes mögen einer besonderen Differenzierungsrichtung des Stammes entsprechen, die der *Apteryx*-Gruppe fremd ist. Der glatte Hirnschädel von *Apteryx* entspricht der geringen Körpergröße. Weitere Unterschiede ergeben sich aus der Hypertrophie des Riechhirnes und der weiten Ausdehnung der Nase nach kaudal. Marinelli erwähnt, daß sich an aufgeweichten Kiwischädeln eine ähnliche Hebung der Oberschnabelspitze herbeiführen läßt, wie bei *Scolopax*. Lebendbeobachtungen liegen unseres Wissens nicht vor. Es muß daher einstweilen noch offene Frage bleiben, inwieweit die Kinetik des gestreckten *Apteryx*-Schädels — *Scolopax* besitzt einen extrem klinokranialen Schädel, — von Einfluß auf die Gestaltung im ganzen ist. Für Hirnkapsel und Basisform dürften sich aus einer funktionellen Analyse jedoch kaum neue Gesichtspunkte ergeben. Gemeinsam ist *Dinornis* und *Apteryx* der weite Interorbitalabstand und die Trennung der Foramina optica. Ganz verschieden sind die Verhältnisse am Kleinhirn. Beide Formen sind sekundär fluglos. Die bessere Ausbildung des Cerebellums bei *Dinornis* dürfte in Beziehung zur Körpergröße und zur relativ vermehrten Muskelmasse stehen. Die wesentlichen Differenzen zwischen *Apteryx* und *Dinornis* finden also zwanglos ihre Erklärung in der stärkeren Reduktion der Augen und der relativ erheblich stärkeren Zunahme des Riechsystems bei *Apteryx*, schließlich in der verschiedenen absoluten Größe. Der Lagetyp des Gehirns ist bei beiden Formenkreisen im wesentlichen auf die Umkonstruktion der Sinnessysteme und ihrer centralnervösen Korrelate zurückzuführen. Beide Formen leiten sich von einem typischen, in allen wesentlichen Merkmalen bereits evoluierten Vogelgehirn ab. Der Ausgangstyp war sehr wahrscheinlich airencephal.

6. Ergebnisse und Schlußfolgerungen

Eine Analyse des Hirnschädelausgusses von *Dinornis ingens* und *Euryapteryx rheides* (Emeus) und eine Untersuchung des Endocraniums dieser Formen ermöglichte im Vergleich mit Untersuchungen von Hirn, Schädelausguß und Schädel aller rezenter *Ratiten*-Gattungen, ein Bild von der Hirnorganisation der neuseeländischen Riesenstrauße zu entwerfen und dieses Bild in unsere Vorstellungen von der Evolution des Vogelhirnes einzubauen.

1. Äußere Morphologie des Dinornithidengehirnes (Abb. 16):

Das Hirn ist langgestreckt, wenig gewölbt. Charakteristisch ist die außergewöhnliche Breite der pars lateralis des Endhirns im Frontalbereich. *Dinornis* und *Euryapteryx* besitzen mächtige Bulbi

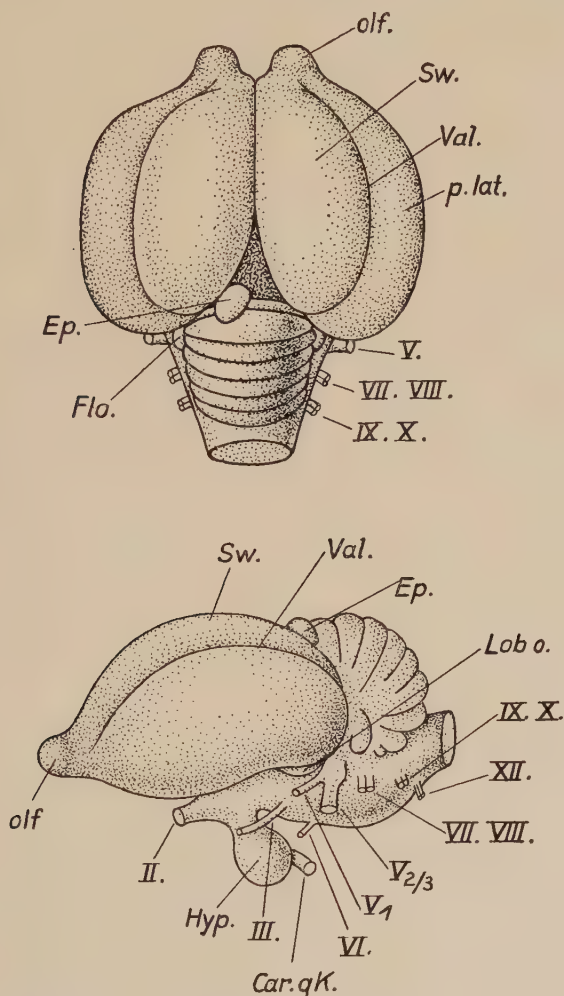


Abb. 16. *Dinornis ingens*. Versuch einer Rekonstruktion der Hirnform. a) von dorsal, b) von links. Um $\frac{1}{16}$ verkleinert

olfactorii, die in einem relativ weiten Abstand voneinander stehen. Sie erreichen nicht die Massenentfaltung wie bei *Apteryx*. Die *Dinornithiden* besaßen einen mächtigen Sagittalwulst und eine fast in der Längsrichtung verlaufende Vallecule. Ein sehr

deutlicher Unterschied zwischen *Dinornithes* und *Struthiones* besteht darin, daß die Pars lateralis bei *Struthio* nicht ins Frontalgebiet hineinreicht. Bei *Dinornis* kann eine sehr große Epiphysis cerebri nachgewiesen werden. Diese liegt asymmetrisch links.

Die Hirnnerven lassen sich am Ausguß mit Ausnahme des N. IV. und XI gut nachweisen und entsprechen dem Typ rezenter Vögel. Das Rautenhirn ist bajonettförmig nach dorsal abgeknickt. Der Ausguß des Cavum cranii im Occipitalbereich gibt die Hirnform nicht exakt wieder. Das Kleinhirn ist relativ breit und voluminös. Es wird zum Teil vom Telencephalon bedeckt. Der Flocculus war relativ schwach entwickelt. Eine deutliche Fossa subarcuata fehlt.

2. Hypophyse:

Die basale Hypothalamusregion läßt deutlich eine pars optica mit Chiasma von der Hypophyse i. w. S. unterscheiden. Die beiden Teilregionen haben ihr Korrelat am Schädelboden. Die Hypophysengrube enthält eine bei *Dinornis* und *Euryapteryx* nach dem transversalen Typ angeordnete Carotisquerkommissur von einer viel erheblicheren Weite, wie bei *Struthio*. Zwischen *Dinornis* und *Euryapteryx* bestehen erhebliche Unterschiede in der Anordnung der Strukturen des Zwischenhirnbodens. Es wird wahrscheinlich gemacht, daß der Ausguß der Hypophysengrube bei Vögeln kein exaktes Maß der Hypophysengröße ist, denn es können bei vielen Arten Venensinus in die Fossa eingeschlossen sein. Schätzungsweise beträgt der Anteil der Hypophyse am Inhalt der Fossa hypophyseos bei manchen Arten 50 %. Doch bestehen starke gruppenspezifische Unterschiede. Es ist deshalb auch nicht sicher möglich, Parallelen zwischen Größe der Hypophysengrube und Gigantismus zu ziehen. Unsere Befunde stehen in Gegensatz zu den Angaben für *Aepyornithes* (T. E d i n g e r), d. h. das Volumen des Ausgusses der Fossa hypophyseos ist bei der kleineren Form (*Euryapteryx*) relativ größer als bei der Riesenform (*Dinornis*). Wir ziehen hieraus folgende Schlüsse: Der Unterschied zwischen den Befunden an *Aepyornithes* und *Dinornithes* kann darauf beruhen, daß der Inhalt der Grube bei beiden Gruppen verschieden war und damit ein direkter Vergleich unmöglich ist. Hierfür spricht das unterschiedliche Verhalten bei rezenten Vögeln. Andererseits ist es nicht unwahrscheinlich, daß die relative Größe der *Dinornithiden*-Fossa tatsächlich einer relativ großen Hypo-

physe entspricht. Dann müßte damit gerechnet werden, daß die relative Hypophysengröße bei *Dinornithiden* (auch bei kleinen Formen) ein gruppenspezifisches Merkmal ist. Diese Auffassung wird gestützt durch die Tatsache, daß auch die den *Dinornithes* nahestehenden Kiwis eine sehr große Hypophyse besitzen und daß Oboussier zu der Feststellung kommt, daß die taxonomische Stellung einer Art wichtiger für die Größenrelationen der Hypophyse ist, als die absolute Körpergröße. Hinzu kommt, daß Oboussier innerhalb eines Formenkreises bei kleinen Formen relativ größere Hypophysen findet als bei großen Arten.

Bei der Beurteilung der Größenverhältnisse der Hypophyse sollte nicht einseitig nur die Beziehung zur absoluten Körpergröße beachtet werden. Es ist beispielsweise auch daran zu denken, daß hormonale Leistungen im Rahmen der Reproduktionstätigkeit (Eigröße bei Kiwis?), im Stoffwechselgeschehen oder im Wärmehaushalt (Lebensweise und Lebensraum) ihr Korrelat in bestimmten Massenverhältnissen der Hypophyse finden können. Die Differenzen zwischen *Aepyornithes* einerseits und *Dinornithes/Apteryges* andererseits sind vermutlich gruppenspezifisch.

3. Relative und absolute Größenverhältnisse:

Auch bei den untersuchten *Ratiten* bestätigt sich die Regel, daß innerhalb einer Gruppe kleine Formen ein relativ großes Gehirn haben. Das Körpergewicht beträgt bei *Apteryx* das 170fache, bei *Struthio* das 3000fache des Hirngewichtes. Das Verhältnis der Endhirnbreite zur größten Länge schwankt bei Vögeln zwischen 0,8:1 *Apteryx* bis 1,6:1 *Bubo*. Die Werte betragen für *Rhea* 1,3:1 *Dinornis* 1,3:1 *Euryapteryx* 1,45:1 *Struthio* 1,5:1. Die relativen Maße der *Dinornithes* fallen in die gleiche Größenordnung wie die rezenter Straußenvögel abgesehen von *Bulbus olfactorius* und *Lobus opticus*. Dasselbe gilt für die Volumenbestimmungen. *Apteryx* nimmt als Extremform eine Sonderstellung ein.

Das *Aepyornithiden*gehirn steht, generell gesprochen, dem Hirn rezenter Straußenvögel viel näher als das *Dinornithiden*gehirn. Ein auffallender Parallelismus zwischen den beiden fossilen Gruppen besteht in der Rückbildung des Sehapparates und der Hypertrophie des Riechapparates.

4. Antagonismus zwischen optischen und olfaktorischem System:

Die neuseeländischen Moas besitzen einen beachtlichen Riechlappen, die Augen sind sehr klein, das Tectum (*Lobus opticus*) ist winzig und verursacht kaum den Abdruck einer *Fossa lobi optici*.

Die von T. Edinger festgestellte Korrelation zwischen Zunahme der absoluten Körpergröße und Vergrößerung des Riechlappens bei gleichzeitiger Reduktion der Lobi optici kann ich bei Moas nicht finden. Der Riechlappen ist bei dem kleinen *Euryapteryx* relativ groß und erreicht bei der Zwergform *Apteryx* enorme Ausmaße. Zwischen Augengröße und Ausbildung der Lobi optici besteht eine direkte Korrelation. Die Indices von K ü e n z i erweisen sich für die Beurteilung der Größenrelationen der einzelnen Hirnabschnitte als irreführend.

5. Das *Apteryx*gehirn und die evolutive Bewertung des Gehirnes der *Dinornithes-Apteryges*:

Es wird versucht, die Formverhältnisse des *Apteryx*gehirnes zu analysieren. Die langgestreckte Form des Kiwihirnes, die mächtigen Bulbi olfactorii, das gering entwickelte Cerebellum, der Mangel eines Sagittalwulstes und einer Vallicula täuschen einen primitiven Hirntyp vor. Die Analyse zeigt, daß *Apteryx* ein typisches evoluiertes Vogelhirn besitzt. Dies wird durch die innere Struktur erwiesen. Die Lobi opticii sind embryonal angelegt, bleiben sekundär im Wachstum zurück und werden vom Occipitalteil des Großhirns weit überwachsen.

Die sekundäre Natur des Erscheinungsbildes des Hirnes erweist sich ferner aus den geradezu grotesken Umlagerungen im Bereich der Lamina terminalis, des Zwischenhirnes, und des Opticus wie P a r k e r bereits erkannte.

6. Zur Evolution des *Ratitengehirnes* und zum „*Ratitenproblem*“:

Das Gehirn von *Struthio*, *Rhea*, *Casuaris* und *Dromaeus* ordnet sich zwangsläufig dem allgemeinen Bild des Hirntypus der Vögel ein, wenn auch nicht unterschätzt wird, daß die Hirnmorphologie der verschiedenen Vogelfamilien recht erhebliche Differenzen aufweist. Alle Untersuchungen haben nun ergeben, daß auch *Dinornithes*, *Apteryges* und *Aepyornithes* sich völlig in dies Bild einfügen. Das Gehirn dieser Formen kann nur verstanden werden, wenn wir annehmen, daß schon die Vorfahren dieser Gruppen ein echtes Vogelhirn besaßen, d. h. also Massenentfaltung des Telencephalon gegenüber dem Reptilverhalten, Hypertrophie des optischen Apparates spez. des Tectums. Letzteres war zu einem Lobus opticus entwickelt und nach seitlich basal unter das Endhirn verlagert. Die Differenzierung der Basalganglien steht im Vorder-

grund gegenüber der Cortexbildung. Der Riechapparat war reduziert. *Apteryges* und *Dinornithes* müssen eine lange Eigenentwicklung hinter sich haben und von Formen abstammen, die bereits echte Vögel waren, somit auch flugfähig waren. Zum Ratitenproblem ergeben sich also eindeutige Gesichtspunkte für die Auffassung von Fürbringer, Gadow, Lambrecht, Parker, Pycraft, Steiner, Broom, die annehmen, daß die *Ratiten* von flugfähigen Ahnen abstammen. *Apteryx* zeigt im Vergleich zu Moas eine eigenartige Kombination evoluerter und primitiver Merkmale.

7. Die sekundäre Entfaltung des Riechapparates und speziell des Bulbus olfactorius von *Apteryx* ist ein klares Beispiel einer Ausnahme von der Dollo'schen Regel von der Nichtumkehrbarkeit der Stammesgeschichte. Die Irreversibilitätsregel hat nicht den Wert eines absolut gültigen Gesetzes (s. Remane 1952).

8. Die Gefäßverhältnisse (Sinus venosi, Carotisverlauf) werden kurz beschrieben. Die Carotisquerkommissur bei *Apteryx* folgt dem longitudinalen Typ nach Wingstrand, bei *Dinornithes* und *Struthio* entspricht sie dem Transversaltyp.

9. Das feinere Relief der Schädelbasis, insbesondere das Verhalten der Nervenaustritte wird beschrieben und mit den Verhältnissen bei *Carinaten* verglichen. Auf folgende Befunde sei insbesondere hingewiesen. Im Gegensatz zu allen übrigen Vögeln sind die For. optica bei *Dinornithes* und *Apteryges* weit getrennt. *Apteryx* besitzt eine knöcherne, vom Nasenseptum ausgehende Scheidewand zwischen den beiden Riechlappen. Der N. V₁ ist während seines intracraniellen Verlaufes bei den untersuchten Ratiten knöchern überdeckt. *Apteryx* und *Dinornithes* besitzen einen Ophthalmicus-Kanal. Der Abducens verläuft bei allen *Ratiten* durch einen Kanal, dessen endokraniale Öffnung das Dorsum sellae durchbohrt. Ein Canalis craniopharyngeus kommt bei *Dinornis* und *Apteryx* gelegentlich vor. Seine Persistenz kann nicht in direktem Kausalzusammenhang mit der absoluten Körpergröße gebracht werden.

10. Bogengangsrelief:

Das Bogengangsrelief ist bei *Struthio* und *Apteryx* sehr ausgeprägt, fehlt aber bei *Dinornis* und *Euryapteryx* fast ganz. Die Ohrkapsel bildet bei *Struthio* und *Dinornithes* ausschließlich Seitenwand des Cavum cerebri. Bei *Apteryx* wird die Ohr-

region einschließlich des vorderen vertikalen Bogenganges völlig vom Occipitalteil des Endhirns überdeckt. Hingegen liegt auch beim Kiwi die Ohrkapsel seitlich des Rautenhirnes. Bei *Apteryx* schiebt sich eine lamellöse Fortsetzung des Prooticums unter den Occipitallappen, somit einen Boden der Endhirnkammer bildend. Das Endhirn erreicht bei *Apteryx* die Hinterwand des Schädels. Die Umlagerungen am Bogengangsapparat der Vögel, wie sie im einzelnen bei Werner beschrieben sind, sind eine Folge der Massenenfaltung und vor allem der Lageverschiebungen der Lobi optici. Diese wirken sich in erster Linie am vorderen vertikalen Bogengang aus. Kompensatorisch kommt es zu Verlagerungen am lateralen und hinteren vertikalen Bogengang. Bei verschiedenen Gattungen lassen sich alle Grade dieses Verlagerungsprozesses nachweisen. Die Untersuchungen von de Beer, Duijm, Hofer haben gezeigt, daß keine konstante Beziehung zwischen Bogengangsebene, Tragart des Kopfes und Basisorientierung besteht. Unsere Befunde weisen ebenfalls darauf hin, daß keine Beziehung der genannten Art bei Vögeln besteht. Deshalb ist die Ebene des lateralen Bogenganges nicht geeignet, als allgemeine Bezugs- und Orientierungsebene für die Beurteilung der Formwandelprozesse des Schädels zu dienen, wie es mehrfach inauguriert wurde (Girard, Perez, Delattre).

11. Die Formgestaltung der Basis am Medianschnitt und die Basisknickungen:

Nach einer Diskussion der Begriffe Streck- und Knickschädel und einer Übersicht über die neuen Deutungsversuche von Hofer und Barnikol wird festgestellt, daß *Struthio* einen airencephalen Schädel besitzt. Dasselbe gilt für *Rhea* und in etwas abgeschwächtem Maße für *Casuarus* und *Dromaeus*. Hingegen ist das Cranium von *Dinornis*, *Euryapteryx* und *Apteryx* orthokranial. Es wird gezeigt, daß die Einteilung in Streck- und Knickschädel von Marinelli nicht zur Typisierung der Basisform genügen kann und daß diese grundsätzlich in der Definition verfehlt ist, weil Schnabelknickungen und Hirnverlagerungen völlig unabhängig voneinander erfolgen können. Zur Beurteilung des Hirnschädels können nur Ebenen am Hirnschädel selbst herangezogen werden. Zudem besitzen auch nach der Definition von Marinelli die rezenten *Ratiten* niemals Streckschädel, wie M. annimmt. Die Elevation des Gehirnes ist eine Folge der Vergrößerung der Augen und der Massenzunahme des Gehirnes. Die Be-

funde stützen die Theorie von der unabhängigen Reaktionsweise der funktionellen Komponenten des Craniums (van der Klaauw, Hofer, Starck). Der extrem orthokraniale Schädel der *Steganopoden* und *Ardeae* ist nicht primitiv. Es ergeben sich neue Argumente für die hohe Evolutionsstufe der *Steganopoden* und die relative Primitivität der *Anseriformes*. Die *Galliformes* haben keineswegs durchweg orthokraniale Schädel. *Phasianus* ist beispielsweise airencephal. Für Vögel gilt, daß der airencephale Schädeltyp als primitiv bewertet werden muß. Dies ergibt sich aus folgenden Argumenten. Bereits bei Reptilien kommt Airencephalie vor (*Agamiden*, *Chamaeleontia*). Die den Vogelahnern nahestehenden Fossilformen waren deutlich airencephal. Deutlich orthokraniale Vogelschädel kommen nur in stark evoluierten Gruppen vor. Die Airencephalie ist eine direkte Folge der Augenvergrößerung, die bereits bei reptilhaften Vorfahren der Vögel eingeleitet war. Kommt es sekundär zur Reduktion von Augen und Lobus opticus, so kann sich ein orthokranieler Schädeltyp entwickeln (*Dinornithes*, Kiwi). Andererseits kann der orthokraniale Typ auch als Spezialanpassung (Stoßtaucher, *Phalacrocorax*, *Ardea*) entstehen. An der sekundären Natur der Schädelgestaltung bei *Apteryx-Dinornithes* kann nach der Analyse der Hirnstruktur kein Zweifel sein.

Frankfurt/Main, im Oktober 1953

Zusammenfassung

Auf Grund einer Analyse des Hirnschädelausgusses wird die äußere Morphologie des Gehirnes von *Dinornis ingens* und *Euryapteryx gravis* beschrieben. Die Befunde werden durch eine Untersuchung von Hirn und Schädelausguß rezenter *Ratiten*, besonders von *Struthio* und *Apteryx* gesichert und auf breitere Basis gestellt.

Es ergeben sich für die untersuchten Formen keine Anhaltspunkte für die Auffassung, daß man direkte Korrelationen zwischen absoluter Körpergröße und Größe des Ausgusses der Hypophysengrube nachweisen kann. Eine asymmetrisch links gelegene Epiphyse läßt sich bei *Dinornis* nachweisen. Das Vorkommen eines Canalis craniopharyngeus hat keine Beziehungen zum Gigantismus.

Das Problem des Antagonismus zwischen optischem und olfaktorischem System wird diskutiert. Das Gehirn von *Dinornis* und *Apteryx* ist nicht primitiv, sondern muß von einem evoluierten Vogeltyp abgeleitet werden. Die Befunde stützen die Annahme, daß die *Ratiten* von flugfähigen Vögeln abstammen. Die sekundäre Ausbildung des Riechhirns ist ein Beispiel für eine Ausnahme von der Irreversibilitätsregel. Die Besonderheiten in Form und Lage des Bogengangsapparates bei Vögeln sind eine Folge der Umbildungen am Mittelhirn. Der Schädel von *Struthio*, *Rhea*, *Dromaeus* und *Casuarius* ist airencephal. *Apteryx* und *Dinornithes* sind orthokranial. Die Airencephalie ist nachweisbar primitiv im Vogelstamm. Die sekundäre Orthokranialie der *Dinornis Apteryges* steht im Zusammenhang mit der Reduktion von Auge und Lobus opticus. Bei Reptilien (*Agamiden*, *Chamaelontia*) kann eine zunehmende Aufrichtung des Gehirns beobachtet werden, die eine Folge der Augenvergrößerung ist. Der elevierte Hirntyp ist bereits bei den reptilhaften Vogelahnern ausgebildet.

Für alle Abbildungen gültige Abkürzungen

- Ba: Basion
- carqk: Carotis-Querkommissur
- ccrp: Canalis craniopharyngeus
- Cer: Cerebellum
- ch op: Chiasma opticum
- Com a: Commissura rostralis (anterior)
- Comm hab: Commissura habenularum
- Com post: Commissura posterior
- c semicirc: Canalis semicircularis anterior
- ds: Dorsum sellae
- Ehk: Endhirnkammer
- Ep: Epiphysis cerebri oder deren Abdruck am Schädel
- f hyp: Fossa hypophyseos
- fiv: Foramen interventriculare
- Flo: Flocculus
- Foa: Fontanella orbitalis sup.
- F occ m: Foramen occipitale magnum
- f suba: Fossa subarcuata
- Hab.: Habenula
- Hinterrd. Cereb: Hinterrand des Kleinhirns
- Hstk: Hirnstammkammer
- Hyp: Hypophyse
- Lob.o: Lobus opticus
- Lr: Lamina rostralis

occ: Occipitalpol des Großhirns

olf: Lobus olfactorius

p lat: pars lateralis telencephali

Rh: Rhombencephalon

ssc: Sinus semicircularis = petrosus posterior Neugebauer

ss: Sinus sagittalis

st: Sinus transversus

Sw: Sagittalwulst

Tect: Tectum mesencephali

Val: Vallecula

V. cer. sup: Venae cerebri superiores

Vma: Velum medullare anterius

II bis XII: Hirnnerven bzw. deren Austrittsstellen aus dem Cranium

Schrifttum

- Amadon, D.: An estimated weight of the largest known bird. *The Condor* **49** (1947) 159. — Barnikol, A.: Korrelationen in der Ausgestaltung der Schädelform bei Vögeln. *Morph. Jhrb.* **92** (1952) 373. — Ders.: Vergleichend anatomische und taxonomisch phylogenetische Studien am Kopf der Opisthocomiformes, Musophagidae, Galli, Columbae und Cuculi. Ein Beitrag zum Opisthocomus-Problem. *Zool. Jhrb.* **Abt. Syst.** **81** (1953) 437. — Ders.: Zur Morphologie des Nervus trigeminus der Vögel unter besonderer Berücksichtigung der Accipitres, Cathartidae, Striges und Anseriformes. *Z. wiss. Zool.* **157** (1953) 285. — Beauregard, H.: *Ann. sci. nat.* 6 Zool. T. H. 1876 zit. nach Franz. — Beer, G. R. de How animals hold their heads. *Proc. Linn. soc. London* **159** (1947). — Böker, H.: Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere Bd. 2, Jena 1937. — Broom, R.: Did the ancestor of the ostrich fly? *The Ostrich* 1947. p. 47. — Cords, E.: Beiträge zur Lehre von Kopfnervensystem der Vögel. *Anat. Heft.* **26** (1914). — Craigie, E. H.: Studies on the brain of the Kiwi (*Apteryx australis*) *J. comp. Neurol.* **49** (1930) 223. — Ders.: The cerebral hemispheres of the Kiwi and of the Emu (*Apteryx* and *Dromiceius*). *Journ. of Anat.* **69** (1935) 380. — Ders.: Notes on cytoarchitectural features of the lateral cortex and related parts of the cerebral hemisphere in a series of reptiles and birds. *Transact. Roy. Soc. Canada 3 d ser. sect. V.* **30** (1936) 87. — Ders.: The cerebral cortex of the ostrich (*Struthio*). *J. comp. Neurol.* **64** (1936) 389. — Ders.: The cerebral cortex in palaeognathine and neognathine birds. *J. comp. Neurol.* **73** (1940) 179. — Delattre, A. Du crâne animal au crâne humain Paris Masson 1951. — Dennler, G.: Zur Morphologie des Vorderhirns der Vögel. Der Sagittalwulst. *Folia Neurobiol.* **12** (1922) 343. — Duijm, M.: On the head posture in birds and its relation to some anatomical features. I. II. *Proc. Koninkl. Akad. Wet. Amsterdam ser. C*, 54 No. 2, **3** (1951). — Durward, A.: Observations on the cell masses in the cere-

bral hemisphere of the New Zealand Kiwi (*Apteryx australis*) J. of Anatomy **66** (1932) 437. — Ders.: Some observations on the development of the corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the common sparrow (*Passer domesticus*) J. of Anat. **68** (1934) 492. — Edinger, L.: A. Wallenberg u. G. M. Holmes: Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirnes. 5. Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. 20. H. 4, 1903. — Edinger, T.: Die fossilen Gehirne. Ergeb. Anat. **28** (1929). — Dies.: L'encephale des Aepyornithes in Wiman-Edinger s. d. zitiert als T. Edinger 1941. — Dies.: The pituitary body in giant animals: fossil and living. Quart. Rev. Biol. **17** (1942). — Dies.: The brain of Pterodactyles. The Americ. Journ. of sci. **239** (1941) 665. — Dies.: Evolution of the horse brain. Mem. Geol. soc. Amer. **25** (1948). — Dies.: Frontal sinus evolution (particularly in the Equidae) Bull. Mus. comp. Zool. **103** (1950). — Dies.: Die Palaeoneurologie am Beginn einer neuen Phase. Experientia **6** (1950). — Dies.: The brains of the Odontognathae. Evolution **5** p. 6 (1951). — Franz, V.: Vergleichende Anatomie des Wirbeltierauges in Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. Hdb. d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere II, **2** 989. Berlin, Wien 1934. — Fürbringer, M.: Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane I. II. Jena/Amsterdam (1888). — Gadow, H. u. Selenka, E.: Vögel in Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierr. I., II. Leipzig 1893. — Gaupp, E.: Die Entwicklung des Kopfskelettes in Hertwig Hdb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre Bd. III, **2/3**. Jena 1906. — Girard, L.: Bull. et Mém. soc. Anthr. de Paris fasc. **1**, **2**, **3** (1923) zit. nach Delattre. — Grau, H.: Anatomie der Hausvögel in Ellenberger Baum. Vergl. Anatomie der Haustiere 18. Aufl. Berlin 1943. — Haller v. Hallerstein: Äußere Gliederung des Zentralnervensystems in Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch Hdb. d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere II, **1**, **II**, 1 Berlin, Wien 1934. — Heilmann, G.: The origin of birds London 1926. — Heinroth, O.: Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. J. f. Ornith. **172** (1922). — Hochstetter, F.: Über die harte Hirnhaut und ihre Fortsätze bei den Säugetieren. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math. naturw. Kl. **106** (1942). — Hofer, H.: Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels, besonders über den der Spechte und Steißhühner. Zool. Jhrb. Anat. **68** (1948) 1. — Ders.: Zur Morphologie der Kiefermuskulatur der Vögel. Zool. Jhrb. Anat. **70** (1950) 427. — Ders.: Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. Verh. anat. Ges. Marburg 1952. — Ders.: Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier (*Lemuroidea*) nebst Bemerkungen über einige aiorrhynche Säugerschädel und die Stirnhöhlenfrage. Z. wiss. Zool. **157** (1953). — Hunter, J. I.: The forebrain of *Apteryx australis* Proc. Konink. Akad. v. Wetensch. Amsterdam sci. **26** (1923) 807. — Kalischer, O.: Das Großhirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung. Abh. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 1905. — Kesteven, J.: Proc. Roy. Soc. N. S. Wales 1926 zit. nach Marinelli (1936). — Klaauw

- C. J.: van der. Cerebral skull and facial skull. Arch. Neerl. Zool. 7 (1945). — Ders.: Size and position of the functional components of the skull. Arch. Neerl. Zool. 6 (1948—1952). — Küenzi, W.: Versuch einer systematischen Morphologie des Gehirns der Vögel. Rev. Suisse de Zool. 26 (1918) 17. — Kummer, B.: Zur Entstehung der menschlichen Schädelform. Verh. anat. Ges. 49. Vers. Heidelberg 1951. — Ders.: Untersuchungen über die ontogenetische Entwicklung des menschlichen Schädelbasiswinkels. Z. Morph. Anthropol. 43 (1952). — Ders.: Untersuchungen über die Entstehung der Schädelbasisform bei Mensch und Primaten. Verh. Anat. Ges. Marburg 1952. — Ders.: Untersuchungen über die Entwicklung der Schädelform des Menschen und einiger Anthropoiden. Abh. z. exakt. Biol. H. 3 Berlin 1953. — Lambrecht, K.: Handbuch der Palaeornithologie Berlin 1933. — Lang, Ch.: Über die Ontogenie der Knickungsverhältnisse beim Vogelschädel. Verh. Anat. Ges. 50. Vers. Marburg 1952. — Lowe, P. R.: Studies and observations on the phylogeny of the ostrich and its allies. Proc. zool. soc. London 185 (1928) p. 1. — Marinelli, W.: Über den Schädel der Schnepfe. Palaeobiol. 1 (1928) 135. — Ders.: Kraniaum und Visceralskelett der Vögel in Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch. Hdb. d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere 4, 809. Berlin Wien 1936. — Obousier, H.: Über die Größenbeziehungen der Hypophyse und ihrer Teile bei Säugetieren und Vögeln. Roux' Arch. Entw. mech. 143 (1948) 181. — Owen, R.: On Dinornis p. XIII, XIV, XV, XVI. Transact. zool. soc. London 7 (1872). — Parker, T. J.: Observations on the anatomy and development of Apteryx. Philos. Transact. roy. soc. London 182 (1891) 25. — Perez, F.: Bull. et Mém. soc. Anthropol. de Paris 1922 zitiert nach Delattre. — Portmann, A.: Etudes sur la cérebralisation chez les oiseaux I, II, III Alauda 14, 15. Nr. 1, 2 (1946/1947). — Ders.: Ontogenesetyp und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger. Rev. Suisse de Zool. 54 (1951) 427. — Ders.: Système nerveux in Grassé Traité de Zoologie, T. XV Oiseaux Paris 1950. — Pycraft, W. P.: On the Morphology and Phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae) Transact. Zool. soc. London XV, p. V No. 6 (1900) 149. — Remane, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. Leipzig 1952. — Starck, D.: Form und Formbildung der Schädelbasis bei Chiropteren. Verh. Anat. Ges. 50. Vers. Marburg 1952. — Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimie, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugerschädels. Z. wiss. Zool. 157 (1953) 169. — Steiner, H.: Zur Pterylose des afrikanischen Straußes, *Struthio camelus* L. Verh. Schweiz. naturf. Ges. Zürich 1946, 158. — Ders.: Zur Frage der ehemaligen Flugfähigkeit der Ratiten. Rev. Suisse de Zool. 56 (1949) 364. — Stephan, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirnes von Wild- und Haustieren (nach Studien am Schwein und Schaf) Zool. Jhrb. Anat. 71 (1951) 487. — Stresemann, E.: Sauropsida: Aves in Handb. d. Zoologie, Kükenthal-Krumbach Bd. VII, 2. Aufl. Berlin, Leipzig 1934. — Sutter, E.: Über das embryonale und postembryonale Hirnwachs-

tum bei Hühnern und Sperlingsvögeln. Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 75, 1. 1943. — Werner, Cl. F.: Das Ohrlabyrinth der Tiere. Ein Versuch, seine Formverschiedenheit zu erklären. Passow-Schaefer Beiträge 30 (1933) 390. — Wiman, G. und Edinger, T.: Sur les crânes et les encéphales d'Aepyornis et de Mullerornis. Bull. de l'Acad. Malgache 24 (1941). — Wingstrand, K. G.: The structure and development of the Avian Pituitary. Lund 1951. — Wood, C. A. The fundus oculi in birds. Chikago Lake, press 1917.

*Aus dem Anatomischen Institut der Karl-Marx-Universität Leipzig
(Direktor: Prof. Dr. med. K. Alverdes)*

Funktionelle Strukturen der menschlichen Nasenknorpel

Von

Irmgard Opitz

Mit 9 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 27. November 1953)

A. Einleitung und Problemstellung

Eine Untersuchung über funktionelle Strukturen der menschlichen Nasenknorpel liegt in der Literatur, soweit mir diese zugänglich war, nicht vor. Es erscheint daher wünschenswert, auch ihre Strukturen zu klären. Lediglich Bucher (1943) führt in seiner Arbeit u. a. auch die Nasenknorpel an, beschränkt sich aber hierbei auf den Verlauf der kollagenen Fibrillen.

Literatur über den funktionellen Bau und die Gestalt anderer menschlicher Knorpel fand ich besonders bei Benninghoff (1922—1925), ferner bei Hultkrantz (1898), Schaffer (1930), Henkel (1933), Amprino (1938), Bucher (1942) und Pauls (1950).

Über Knorpelstrukturen beim Tier arbeiteten Schaffer (1896), Bormuth (1933), Leppert (1934) und Oberholzer (1943).

In meiner Arbeit bemühte ich mich, die Strukturen der Nasenknorpel einer genaueren Betrachtung zu unterziehen und damit deren funktionellen Bedeutung eine Grundlage zu geben.

B. Material und Methodik

Nur die großen Knorpel der Nase kamen für meine Untersuchungen in Frage, und zwar die Cartilago septodorsalis, bestehend aus Lamina septi und Laminae dorsi nasi, und die Cartilagines apicis nasi. Unberücksichtigt blieben die Cartilago vomero-nasalis, die an Größe, Zahl und Form sehr variablen Cartilagines sesamoideae und nasales accessoriae, die infolge ihrer geringen Größe funktionell kaum von Bedeutung sind.

Bei dem von mir bearbeiteten Material handelt es sich um Nasenknorpel männlicher und weiblicher Individuen im Alter von 27 bis 84 Jahren.

Die Präparate waren in Formalin-Alkohol fixiert. Ferner standen mir fortlaufende Serien mehrerer hundert Schnitte — nach verschiedenen Methoden gefärbt — eines 46- und 51jährigen Mannes und eines 12- und 17jährigen Mädchens zur Verfügung, die mir Herr Professor Alverdes dankenswerterweise überließ.

Nachdem die Anordnung und das Verhalten der einzelnen Bauelemente des Knorpels festgelegt sind, läßt sich eine annähernd genaue Deutung ihrer Funktion angeben.

Für den Hyalinknorpel liegen umfassende Ergebnisse über den histologischen Aufbau vor (Petersen 1924, Bu'cher 1943), so daß ich mich lediglich auf die Nennung der für meine Untersuchungen in Betracht kommenden einzelnen Bestandteile beschränken kann.

Es müssen zur Prüfung hauptsächlich herangezogen werden: die Chondrone, die kollagenen Fibrillenbündel sowie die elastischen Fasern.

a) *Mikroskopische Untersuchungen an gefärbten Schnitt-Präparaten.* Um einen Überblick über den allgemeinen Aufbau jedes Knorpels zu erhalten, fertigte ich jeweils Schnitte in drei Ebenen an, sagittal, horizontal und frontal. Bei den mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Schnitten interessierte die Größe, Gestalt und Anordnung der Chondrone in den einzelnen Schichten.

Die Schnittpräparate, bei denen ich eine kombinierte van Gieson-Resorzin-fuchsin-Färbung durchführte, ließen eine Betrachtung der elastischen Fasern im Perichondrium und deren Aufzweigung in die Interterritorialsubstanz zu. Auch die Dicke des Perichondriums und sein Verhalten zum Knorpel war hierbei ersichtlich.

b) *Untersuchungen im polarisierten Licht.* Eine Schwierigkeit bestand in der Darstellung der kollagenen Fibrillen, die im Hyalinknorpel durch das Chondromukoid maskiert in der Grundsubstanz liegen und sich den üblichen färberischen Darstellungen entziehen.

Zwar versuchte ich eine von Hansen (1905) angegebene Färbung — nach Demaskierung der Fibrillen — durchzuführen, sie scheiterte aber an dem Fixierungszustand meiner Präparate.

Dagegen konnte in diesem Falle die Untersuchung im polarisierten Licht herangezogen werden. Sie gestattet eine ausgezeichnete Betrachtung der kollagenen Elemente. Bei geeigneter Schnittdicke (30 μ) ließ sich der Verlauf der Fasern in die verschiedenen tieferen Schichten gut verfolgen.

c) *Makroskopische Untersuchungen mit der Spaltlinienmethode.* Die von Hultkrantz (1898) erstmalig bei der Bearbeitung des Gelenknorpels angegebene Spaltlinienmethode bringt einen makroskopischen Überblick und stellt eine Ergänzung zu dem mikroskopischen Verfahren dar.

Ich ging so vor, daß ich das Perichondrium beiderseits restlos entfernte, dann mit einer fein angespitzten, drehrunden Nadel in regelmäßigen Abständen Einstiche in den Knorpel vornahm. Und zwar

drückte ich die Nadel so weit ein, daß ihre Spitze an der Rückseite des Knorpels ca. 1 mm hervorragte. In jede Öffnung brachte ich nun mit der gleichen Nadel eine geringe Menge Chinesischer Tusche ein, die die Wände der Öffnung anfärbte. Das Durchdringen der Farbe bis zur Rückseite war dadurch gewährleistet, daß ich den Knorpel bei der Bearbeitung auf Fließpapier legte. Durch ständiges Anfeuchten konnte sein sonst so schnelles Austrocknen verhindert werden.

Schon aus der Spaltlinienrichtung läßt sich der Verlauf der kollagenen Elemente im Hypoperichondrium und zum Teil in der Umlagerungszone erkennen, den die mikroskopische Untersuchung bestätigt. Der Verlauf in der Zentralzone ist so nicht mehr ersichtlich, weil dort die Fibrillenbündel nicht parallel zur Oberfläche verlaufen, sondern annähernd senkrecht dazu. Gelingt es, die hypoperichondrale Schicht und die Umlagerungszone zu entfernen, ergeben die Nadeleinstiche nur rundliche Löcher, weil die Nadel senkrecht zum Fibrillenverlauf eindringt.

Nach der verfeinerten Spaltlinienmethode (von Benninghoff 1925 angegeben) ist, nachdem die Spaltlinien auf der Oberfläche angelegt sind, ein Rasiermesserschnitt parallel der Spaltlinie auszuführen. Unter Lupenkontrolle sollen nun auf der entstandenen Schnittfläche Spaltlinien angebracht werden, die dann unter dem Mikroskop den Verlauf der kollagenen Fibrillen in der Zentralzone zeigen. Am Septum läßt sich dieses Verfahren durchführen, an den anderen Nasenknorpeln infolge ihrer geringen Dicke sehr schlecht. Da das Verfahren keine neuen Ergebnisse bringen kann, sondern nur makroskopisch eine Bestätigung der mikroskopischen Befunde liefert, (Benninghoff 1925), lasse ich es für diese Arbeit außer Betracht.

Das Spaltlinienbild der Knorpelrückseite, welches beim Nadeldurchstich gleichzeitig mit entsteht, gleicht dem der Vorderseite, abgesehen von geringen Abweichungen.

Die Anlage der Spaltlinien bereitete bei der Lamina septi auf Grund ihrer Konsistenz keinerlei Schwierigkeiten. Anders verhielten sich die übrigen Nasenknorpel. Ihre Beschaffenheit war viel härter und weniger nachgiebig. Besonders die Spitzenknorpel rissen beim Einstich ein und waren manchmal so spröde, daß sie an wenig breiten Stellen sogar auseinanderprangen. Die Kalkeinlagerung scheint im Gegensatz, zum Septum verstärkt zu sein. Nach 24stündiger Behandlung mit 8%iger Salpetersäure war die Entkalkung so weit fortgeschritten, daß sich die Spaltlinien bequem anlegen ließen.

C. Beschreibung der Befunde

1. *Lamina septi*

Über die makroskopischen Verhältnisse der Nasenknorpel liegt ausreichend Literatur vor.

Im Schrifttum wird das überwiegende Vorkommen des Processus sphenoides angegeben. Unter 20 Präparaten des Nasenseptums fand ich in 14 Fällen den Processus sphenoides nicht aus-

geprägt. Bei einem Präparat lag eine geringe Verlängerung des hinteren unteren Winkels vor. Bei den restlichen war ein Processus sphenoides vorhanden. Seine Ausbildung variierte stark. Manche hatten die Größe von ca. 1 cm, andere waren auf einer Seite kurz, die andere Seite schob sich aber weit auf den Knochen hinauf. Ein Processus erreichte fast das Keilbein. Bei einem Septum lag in der Mitte des Processus sphenoides eine Unterbrechung von etwa 1 cm vor. Nur in ungefähr einem Drittel der Fälle konnte also ein Processus sphenoides nachgewiesen werden.

Gleich der Asymmetrie des Gesichtes gibt es keine idealsymmetrische Stellung der Nase. An der Deviation des Nasenseptums beim Erwachsenen können entweder der Knochen oder der Knorpel allein oder beide gemeinsam beteiligt sein. Außer den Abweichungen von der Vertikalebene sind Anomalien in der Ausbildung des Septums bekannt, worüber Zuckerkandl (1893) eine Zusammenstellung gibt.

Beide Seiten der Knorpelplatte werden von einem sehr kräftigen Perichondrium bedeckt. Es ist ohne Schwierigkeiten möglich, jede Seite in einem zusammenhängenden Stück abzupräparieren. Die Abtrennungsstelle liegt nicht genau zwischen Perichondrium und Hypoperichondrium, sondern noch im Perichondrium selbst, so daß ein hauchdünnes bindegewebiges Faserhäutchen mit dem Hypoperichondrium fast an allen Stellen in Verbindung bleibt, was sich erst durch Abschaben mit dem Skalpell restlos entfernen läßt.

Bei einer Serie von 20 Präparaten fand sich kein Spaltbild, das einem zweiten genau glich. Jedoch bei genauer Analyse der einzelnen Spaltlinien traten Hauptverlaufsrichtungen hervor. Ich zeichnete auf durchsichtiges Papier das Spaltbild jedes Septums und verband die Linien untereinander. Nun konnte ich übersehen, inwieweit sich die Linien der verschiedenen Septen zur Deckung bringen ließen und erhielt folgendes Schema (Abb. 1 und 2):

Im Gebiet des unteren vorderen Winkels befindet sich ein Scheitelpunkt, von dem aus die Linien in verschiedene Richtungen ausstrahlen. Senkrecht zum unteren hinteren Rand streben Faserzüge nach oben und verlieren sich bereits nach kurzer Höhe wieder. Vom unteren hinteren Rand zum unteren vorderen Winkel zu weicht die Richtung der Züge immer mehr



Abb. 1. Spaltlinienbild eines Nasenseptums. Vergr. ca. 2fach

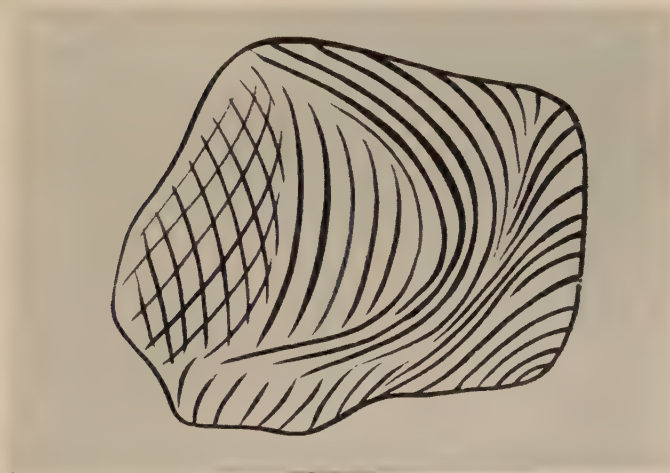


Abb. 2. Schema des Spaltlinienverlaufes im Nasenseptum

von der Vertikalen ab, um mit dem unteren hinteren Rand einen immer stumpfer werdenden Winkel zu bilden, bei gleichzeitiger Zunahme an Höhe. Am Scheitelpunkt erreichen die Züge ganz plötzlich ihr maximales Ausmaß. In S-Form verlaufen sie bis zum vorderen oberen Winkel.

Die nachfolgenden nehmen successiv an Größe ab und laufen untereinander im vorderen unteren Rand des Septums aus, bis sie schließlich die Form kleiner Bogen erreichen, die zu kurzer Höhe ansteigen und umbiegen, und enden am vorderen unteren Winkel. In Form eines nach dem hinteren oberen Rand offenen Bogens treten Faserzüge hervor. Beginnend am unteren hinteren Winkel, oberhalb und horizontal zu den eben beschriebenen senkrecht aufsteigenden Zügen, wenden sie sich am Scheitelpunkt um 90° , steigen mit den s-förmigen Fasern aufwärts, um im oberen dritten Viertel nicht wie die vorher beschriebenen Züge nach dem oberen vorderen Winkel, sondern entgegengesetzt abzubiegen und parallel dem vorderen oberen Rand zu verlaufen. Jeder neue Faserzug fügt sich in das Bogeninnere ein, wird also im Ausmaß immer kleiner. In der hinteren Hälfte des Knorpels verlassen diese Züge immer mehr die Bogenform, verlaufen nur noch senkrecht von oben nach unten. Schließlich treten im hintersten Teil keine regelrechten Spaltlinien mehr auf, sondern es entstehen sogenannte Sterne, was auf die Anordnung der Fasern zurückzuführen ist.

Schnitte in horizontaler oder frontaler Richtung gelegt, zeigen im gefärbten Präparat gleiche Bilder. In der Zentralzone sind die Knorpelzellen meist rund, mitunter elliptisch, stehen selten allein, meist zu Territorien zusammengefaßt. Als Hauptmerkmal fällt ihre säulenartige Anordnung senkrecht zum Perichondriumverlauf auf. Aber in gewissen Abschnitten sind die „Säulen“ auch in ihrem genannten Verlauf schräg zum Perichondrium gestellt. Nach der Umlagerungszone zu neigen sich die Säulen etwas, die Chondrone nehmen an Größe ab und füllen das Hypoperichondrium in unregelmäßiger Verteilung als ganz flache kleine Zellen — mit dem größten Längsdurchmesser parallel zum Perichondrium gestellt — aus; im Vergleich zur Zentralzone liegen sie hier dichter gedrängt.

Mit der Polarisationsmethode fand ich die fibrillären Strukturen im Perichondrium und Hypoperichondrium so, wie sie von Benninghoff (1925) und Bucher (1943) für die Hyalinknorpel beschrieben sind. Die Umlagerungszone differiert in verschiedener Höhe des Septums in ihrer Stärke. Die Fibrillenbündel ließen sich in verschiedene Schichten hinein weitgehend verfolgen. Vom horizontalen Verlauf im oberen Hypoperichondrium bogen sie in der Umlagerungszone mehr schräg ab, gingen so,

manchmal auch senkrecht, durch die Zentralzone und richteten sich in der unteren Umlagerungszone wieder horizontal aus. Auch Überkreuzungen mit s-förmigen Zügen (Bucher 1943) entgegengesetzter Verlaufsrichtungen zeigten sich in gleichem Maße.

Von jedem Fibrillenbündel, das ein Chondron tangiert, werden Fibrillen abgegeben, die sich um das Chondron herumwickeln

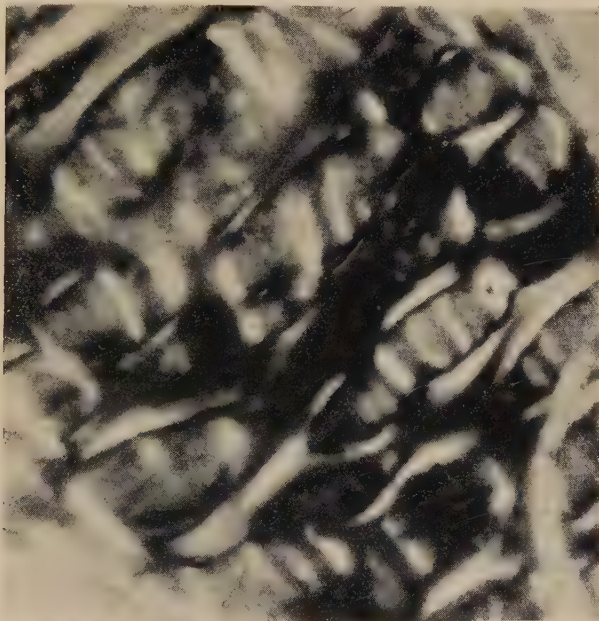


Abb. 3. Cartilago apicis nasi Sagittalschnitt. Wicklung der kollagenen Fibrillen in verschiedenen Ebenen. Polarisationsbild, Schnittdicke 30 μ . Vergr. ca. 300fach

und es einhüllen. Stärkere Bündel teilen sich, nehmen ein Chondron zwischen sich auf, vereinigen sich danach wieder und laufen gemeinsam weiter (Abb. 3).

Der Flachschnitt (Sagittalschnitt) durch die Lamina septi bestätigte die Fibrillenordnung in den Randzonen, wie sie auf Grund der Spaltlinien zu erwarten war. Der gesamte innere Bezirk wies eine geflechtartige Struktur auf, die sich nach der Lamina mediana ossis ethmoidis hin noch verstärkte; darum erschienen hier an Stelle der Spaltlinien die sog. Sterne. Zusammen mit den kollagenen Fibrillen ziehen wenige elastische

Elemente, die sich vom Perichondrium bis an den Anfang der Zentralzone nachweisen lassen.

2. *Lamina dorsi nasi*

Die perichondrale Umkleidung auf beiden Seiten differiert etwas. Eine genaue Beurteilung macht Schwierigkeiten, da selbst jede Seite in sich Dickenunterschiede aufweist. Ich bin zu dem Ergebnis gekommen, daß das Perichondrium der Außenseite stärker ist. Beidseitig ist es sehr fest mit dem Knorpel verbunden und läßt sich nur stückweise entfernen.

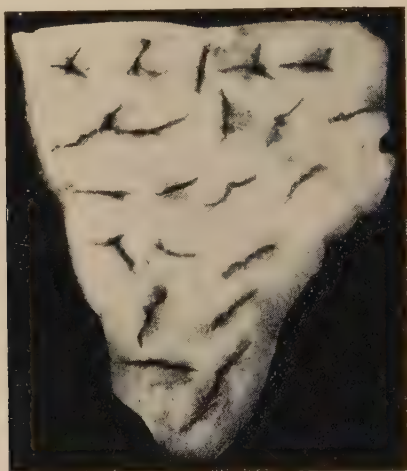


Abb. 4. Spaltlinienbild einer Lamina dorsi. Vergr. ca. 3fach

Die Spaltlinien nehmen alle ihren Verlauf vom medialen Rand mit Richtung auf den äußeren oberen Winkel (Abb. 4 und 8).

Im gefärbten Schnitt finden wir in der Zentralzone vorwiegend die Knorpelzellen in Säulenform angeordnet, die meist senkrecht ausgerichtet sind. Von der Mitte nach dem Rande zu werden die Chondrone kleiner und flachen sich bis zum Hypoperichondrium weitgehend ab. Jedoch im Vergleich zur Außenseite sind die Chondrone an der Schleimhautseite bis zum Hypoperichondrium noch verhältnismäßig groß, erst in den äußeren Schichten flachen sie ab. So erscheint auch die hypoperichondrale Zone der Außenseite stärker. Entsprechend der Zellanordnung finden wir in der Zentralzone einen überwiegend senkrechten Faserverlauf.

Die Färbung der Grundsubstanz mit Hämatoxylin weist an der Konvexseite eine stärkere Intensität auf.

Am lateralen Rand, beim Übergang vom äußeren zum inneren Perichondrium, wird die Zentralzone fast vollständig von Umlagerungszone und Hypoperichondrium, das sich hier auflockert, verdrängt. Die Chondrone sind regellos zwischen die Maschen verstreut.

Im Flachschnitt tritt ein geflechtartiges Gewebe hervor. Eine einheitliche Verlaufsrichtung läßt sich nicht festlegen.

An elastischen Elementen sind spärliche Einstrahlungen vom oberen und unteren Rand festzustellen.

3. *Cartilagine apicis nasi*

Auch die Nasenspitzenknorpel haben eine allseitige Umhüllung mit Perichondrium.

Das äußere Perichondrium erscheint gegenüber dem inneren gering verbreitert. An einigen Stellen tritt die Verbreiterung deutlicher hervor, gleichzeitig nimmt dort das innere Perichondrium an Stärke ab. Es löst sich leichter ab als das äußere, welches nur stückweise zu entfernen ist. Das Perichondrium dringt auch in alle Kerben des Knorpels ein und verbindet die accessorischen Knorpelteile mit dem Hauptstück. Hierbei geht es in geradem Verlauf vom Hauptstück auf das accessorische Knorpelstückchen über. Entsteht zwischen beiden Knorpelteilen ein Spalt, so dringt das Perichondrium (u. U.) da etwas tiefer ein, umscheidet aber nie ganz die Trennungsstelle. Aber das Hypoperichondrium geht von der äußeren auf die innere Zone über und bringt damit eine Begrenzung für die Knorpelstückchen.

Bei der Betrachtung des Spaltbildes läßt sich ein unterschiedlicher Verlauf der Spaltlinien im Crus mediale und laterale beobachten. Vorausgeschickt werden muß, daß mehr noch als bei der Lamina septi ein überreiches Maß an Variationen in den Spaltlinienbildern zu finden war. Das herausgearbeitete Schema entspricht also dem Mittel aller gefundenen Ergebnisse. Bei der so großen Variationsbreite und bei Berücksichtigung der Kleinheit und individuellen Ausbildung des Objektes darf es wohl nicht wundernehmen, wenn man einmal ein Spaltbild antrifft, das ziemliche Abweichungen vom Schema aufweist. Dies bezieht sich hauptsächlich auf das Crus laterale.

Die Ergebnisse der von mir untersuchten mehr als 40 Präparate stellte ich zu einem Schema zusammen (Abb. 5 und 6).

Im Crus laterale ziehen die Spaltlinien in den oberen beiden Dritteln in Form eines nach unten gerichteten Bogens von der einen zur anderen Seite. Vom unteren Rand streben die Spaltlinien nach oben, jedoch nur deutlich im unteren Drittel ausgeprägt. In den höheren Regionen verlieren sie sich rasch und durchflechten nur ganz vereinzelt die horizontal verlaufenden



Abb. 5. Spaltlinienbild einer Cartilago apicis nasi. Vergr. ca. 2fach

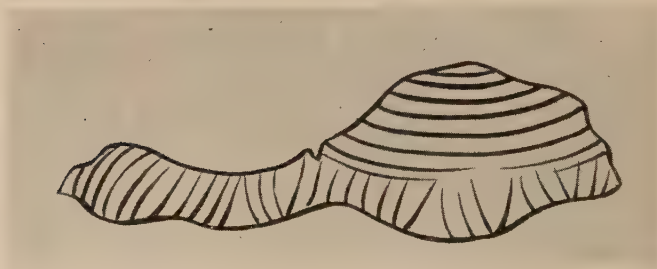


Abb. 6. Schema des Spaltlinienverlaufes in der Cartilago apicis nasi

Züge des oberen Teiles. Keineswegs nehmen sie dabei einen senkrechten Verlauf, sondern konvergieren bei konvexem und divergieren bei konkavem unteren Rand.

Ganz ähnliche Tendenz zeigen die Spaltlinien am Unterrand des Crus mediale. Auch da erscheinen die Spalten regellos einmal nach links, dann wieder nach rechts geneigt. Sie ändern ihre Richtung in viel kürzerem Abstand, als es im Crus laterale der Fall ist. Die von oben in Richtung auf den unteren Rand einstrahlenden Spalten sind in ähnlicher Weise angelegt und bilden die Fortsetzung der unteren, was der Flachschnitt unter dem Polarisationsmikroskop bestätigt.

Die Anordnung der Chondrone gleicht derjenigen, wie ich sie in den vorher beschriebenen Knorpeln finden konnte. Besonders

häufig zeigen sich in der Zentralzone Territorienbildungen. Wo sich im Crus laterale Biegungen vorfinden, verlassen die Chondrone ihre vertikale Säulenordnung zugunsten einer lockeren Verteilung im Raum. Die großen, kugelförmigen Chondrone rücken bis über die Umlagerungszone hinaus, so daß sich an diesen konkaven Stellen nur ein schmales Hypoperichondrium mit wenigen Schichten abgeflachter Knorpelzellen findet.

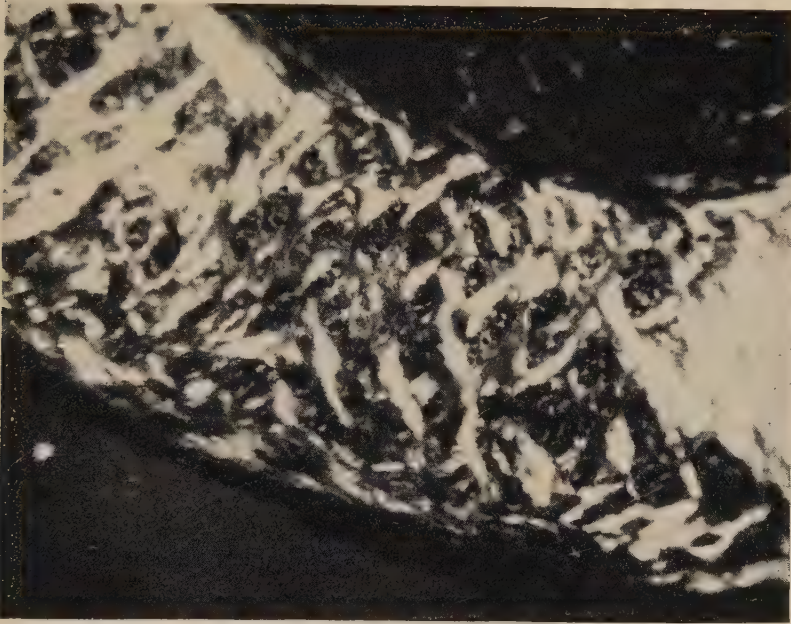


Abb. 7. Cartilago apicis nasi Crus mediale. An der Biegungsstelle (Bildmitte) Schräglagerung der Fibrillenzüge, wo Biegung ausläuft (linke und rechte Bildseite) Fibrillenverlauf wieder senkrecht. Polarisationsbild, Schnittdicke 30 μ . Vergr. 80fach

Schnitte in den beiden üblichen Ebenen haben vorwiegend senkrechten Verlauf der kollagenen Fibrillenbündel. Viele s-förmige Züge sind nachzuweisen. Ferner kann man sehr schön die Umspinnung der Zellen mit kollagenen Fasern sehen. Auch der Faserverlauf zeigt an der Biegungsstelle des Crus mediale eine Richtungsänderung. Unter dem Polarisationsmikroskop leuchten schräge, sich überkreuzende Fibrillenzüge auf, die an der konkaven Biegungsseite bis an den Rand reichen. Hypoperichondrium und Umlagerungszone sind an den betreffenden Stellen nur noch angedeutet. Jedoch an der Konvexität ist ein

schmales Hypoperichondrium vorhanden. Ist das Maximum der Biegung verlassen, ergibt sich die übliche Verlaufsrichtung wieder (Abb. 7).

Mehr noch als bei der Lamina dorsi zeigen sich in der Cart. apicis nasi die differenten Anfärbungsverhältnisse der Grundsubstanz. Die auf Zug beanspruchten Knorpelteile besitzen höhere Einlagerung an Kalksalzen (auch Verknöcherungen in den Sesamknorpeln der Nasenflügel wurden beschrieben, Alverdes 1933).

Der Flachschnitt des Crus mediale bringt nur in den äußeren Schnitten einen von oben nach unten ziehenden Faserverlauf zur Darstellung. In tieferen Schnitten leuchten lediglich die negativen Kreuze und nur ganz kurze Strecken von Faserzügen auf, weil hier die Masse der Fibrillen senkrecht zur Schnitttrichtung steht.

Beim Flachschnitt im Crus laterale lassen sich bestimmte Verlaufsrichtungen nicht deutlich festlegen. Es wechseln die Richtungen der kollagenen Elemente ununterbrochen. Man kann auch nicht von einem Geflecht sprechen, wie ich es z. B. für einen Teil des Septums anführte, da typische Verflechtungen bzw. Überkreuzungen größtenteils fehlen.

Die Nasenspitzenknorpel sind stärker mit elastischen Fasern durchsetzt, die von den Außenbezirken ins Innere einstrahlen und sich auch vereinzelt mit ihren Enden um die Chondrone legen.

D. Funktionelle Betrachtung

Setzen wir die in den oberen Kapiteln näher betrachteten Ergebnisse der Knorpelinnenstruktur — Zentralzone, Umlagerungszone, Hypoperichondrium — in Vergleich zu den Ergebnissen, die über die Struktur bei den verschiedensten bisher untersuchten Knorpeln in der Literatur vorliegen, so läßt sich sagen, daß der strukturelle Aufbau der Nasenknorpel im Prinzip gleiche, doch für Form und Lage spezifische Verhältnisse aufweist.

Die Chondrone in der Zentralzone haben Fibrillenwicklungen in mehreren Ebenen. An der Packung der Chondrone sind die Fibrillen des Hauptsystems beteiligt und auch solche von schwächeren Systemen, die von Benninghoff (1925) als Sicherungssystem bezeichnet werden. Erfolgt auf die Chondrone ein Druck, gleich aus welcher Richtung, verändert sich ihre Form. Durch die Wicklungen in verschiedenen Ebenen sind

immer Fibrillen senkrecht zur Druckrichtung vorhanden. Diese werden durch die Chondronendeformierung auf Zug beansprucht. Die Umwandlung von Druck auf Zug ist somit gewährleistet.

Außer dieser Fibrillenanzordnung sah ich solche, die vom äußeren Hypoperichondrium in s-förmigem Verlauf zum inneren Hypoperichondrium ziehen, besonders deutlich an den Stellen (Abb. 7) mit schräger Säulenanzordnung der Chondrone. Die von Bucher (1943) angeführten Strukturen für die kollagenen Elemente in den Nasenknorpeln können somit bestätigt werden.

Eine Erklärung läßt sich hierfür geben: Jeder irgendwie unter Druck oder Zug gesetzte Knorpelabschnitt hat nach Aufhören der Wirkkraft das Bestreben, in seine alte Gestalt zurückzukehren. Würde die Hauptfibrillenrichtung vom äußeren Hypoperichondrium durch die Zentralzone und im inneren Hypoperichondrium wieder zurücklaufen, müßte bei einer Zugwirkung auf den Knorpel ein Auseinanderweichen der Grundsubstanz erfolgen. Ziehen die Fibrillen aber in S-Form durch den Knorpel, d. h. im äußeren und inneren Hypoperichondrium in gleicher Richtung, entsteht bei Zugwirkung ein Spannen der Fibrillen, dem ein Entspannen beim Nachlassen der Kraftwirkung ohne weiteres folgen kann.

Da eine einzelne Fibrille in ihrem durchgehenden Verlauf mit den allgemein zur Verfügung stehenden Mitteln noch nicht exakt nachgewiesen werden kann, sondern im polarisierten Licht immer mehrere zusammenlaufende Fibrillen zu beobachten sind, dürfte die Annahme berechtigt sein, daß es sich bei den s-förmigen Fibrillen um Einstrahlungen vom äußeren und inneren Hypoperichondrium handelt, die sich in der Zentralzone aneinanderlagern. Je nach der Richtung, aus der der Zug kommt, lagern sich die Fibrillen so zusammen, daß sich ein s-förmiger Verlauf ergibt, entweder von links außen nach rechts innen, oder im anderen Fall von rechts außen nach links innen.

Der Nasenspitzenknorpel ist in Hufeisenform gebogen. Die Außenseite ist dabei konvex. Wir erwarten also — wie beim Biegen eines Stabes — außen eine Zug- und innen eine Druckseite. Beides ist gegeben durch die Stärke der einzelnen Zonen und die Anordnungsweise ihrer Elemente. Ähnlich dem Trachealknorpel findet sich außen eine schmalere Schicht, in der Zugwirkung herrscht, während ab Zentralzone einwärts die Druckschicht vorliegt. Durch den Druck, der in der Zentralzone aus-

geübt wird, werden die senkrecht durch sie ziehenden Fibrillen auf Zug beansprucht.

Im *Crus mediale* findet sich dort, wo ganz unvermittelt auf kleiner Strecke eine Biegung des Knorpelstreifens erfolgt, ein Schräglagern der Zellsäulen und somit der Hauptstreichrichtung der Fibrillen (S-Form). Wie Ribbert (1906) anführt, sind an Biegungsstellen die Knorpelzellen in radiär verlaufenden Säulen angeordnet. Hier scheint außer der Biegung aber auch eine Kraft von außen mitzuwirken. Wahrscheinlich setzt das umliegende Bindegewebe, mit dem das Perichondrium eng verbunden ist, der plötzlichen Biegung gewissen Widerstand entgegen, so daß dieser Knorpelabschnitt immer unter Zugspannung gehalten wird. Die Spaltlinienrichtung ändert sich in jedem Abschnitt der Biegung. Da bekannt ist, daß die Spaltlinien in Richtung der größten Spannung verlaufen, darf eine Zugwirkung von außen angenommen werden. An der Konkavseite hat sich die Zentralzone sehr weit in die Randschicht vorgeschoben. Was Ribbert (1906) bei seinen Versuchen am Kaninchenohr feststellte, kann auch hier als zutreffend angeführt werden. „Das frühere Perichondrium hat sich so umgewandelt, daß seine Zwischensubstanz homogen und reichlicher, und daß seine Zellen rund geworden sind. Das ist nicht möglich, ohne daß die davon betroffene Lage zugleich an Umfang gewinnt, und darauf beruht allein die Dickenzunahme des gebogenen Knorpelabschnittes.“

Das *Crus laterale* des Nasenspitzenknorpels ist in seiner ganzen Fläche etwas nach außen konvex gewölbt. Die Spalttrichtung am unteren Rand wird durch eine von lateral wirkende Zugkraft bedingt. Es dürfte die Wirkung des *M. levator nasi et labii maxillaris lateralis* in Frage kommen. Die Spaltlinien in den oberen zwei Dritteln des *Crus laterale*, die in gleicher Richtung mit denen der *Lamina dorsi* ziehen, also zusammen ein einheitliches System bilden (Abb. 8 und 9), erhalten ihre Zugspannung ebenfalls durch Muskelzug, und zwar von lateral oben. Ich glaube, daß die Wirkung aus der Aktion der *Mm. levatores nasi et labii maxillaris medialis et lateralis* resultiert.

Die geringen Deviationen nach links oder rechts, wie wir sie fast bei allen Septen vorfinden, prägen sich im Spaltbild nicht aus. Die Fibrillen in der Zentralzone sind jedoch ein genauerer Indikator. Ihr zum Perichondrium senkrechter Verlauf wird am Gebiet der Biegung aufgelockert, die Fibrillenzüge ziehen schräg,



Abb. 8. Schema des Spaltlinienverlaufes in den Cartilagine apicis nasi und in der Lamina dorsi cartilaginis septodorsalis. Lage der Knorpel in situ



Abb. 9. Schema des Spaltlinienverlaufes in den Cartilagine apicis nasi und in der Lamina dorsi cartilaginis septodorsalis. Von vorn gesehen

die Chondrone liegen regellos dazwischen oder sind in schräg liegenden Säulen gelagert. Weil die Biegung minimal ist und sich über eine längere Strecke ausdehnt, ist im Hypoperichondrium keine Veränderung wahrzunehmen.

Die Ausbildung des Spaltbildes des Septums dürfte hauptsächlich durch den Kaudruck bedingt sein. So, wie sich am knöchernen Schädel Verstärkungslinien finden, über die der Kaudruck geleitet wird, so können auch die in einer Rahmenkonstruktion um das Septum gelagerten Spaltlinien als Kaudrucklinien aufgefaßt werden. Die mehr senkrecht verlaufende Zugrichtung scheint durch den dauernden Druck des *M. nasalis* auf die *Lamina septi* zu entstehen. Eine Verstärkung erfolgt noch durch die zwei Knochen, in die das Septum gewissermaßen eingespannt ist. Das nach den beiden Knochenplatten zu liegende hintere Stück des Septums liegt im Druckschatten, darum ist dort auch keine einheitliche Fibrillenverlaufsrichtung ausgebildet.

Besonders danken möchte ich noch Herrn Oberpräparator Albert Scheffler, Jena, für die Herstellung der Fotos und Herrn Universitätszeichner Kurt Herschel, Leipzig-Holzhausen, für die Anfertigung der Zeichnungen.

Zusammenfassung

In der Arbeit werden die *Cartilago septodorsalis* und die *Cartilagines apicis nasi* mittels Spaltlinienmethode polarisationsmikroskopisch und histologisch untersucht. Für die Entstehung des Fibrillenverlaufes werden besonders Kaudruck- und Muskelwirkung diskutiert.

Schrifttum

- Alverdes, K.: *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* **32** Heft 3 (1933) 459. — Amprino, R.: *Z. Zellforsch. usw.* **28** (1938) 734. — Benninghoff, A.: *Anat. Anz.* **55** (1922) Ergb. — Ders.: *Anat. Anz.* **58** (1924) Ergb. — Ders.: *Erg. Anat.* **58** (1925) Ergb. — *Z. Anat. u. Entw.gesch.* **76** (1925) 43. — *Z. Zellforsch. usw. Bd. 2* (1925) 783. — Bormuth, H.: *Z. Zellforsch. usw.* **17** (1933) 767. — Bucher, O.: *Morph. Jb.* **87** (1942) 116. — Ders.: *Anat. Anz.* **93** (1942) 306. — Ders.: *Z. Zellforsch. usw.* **32** (1943) 281. — Grünwald, L.: *Handbuch d. Hals-, Nasen-, Ohrenheilk.* (1925) 1. Band (Denker u. Kahler). — Hansen, F. C. C.: *Anat. Hefte* **27** (1905). — Henkel, K. O.: *Anat. Anz.* **76** (1933) 438. — Hultkrantz, W.:

Anat. Anz. **14** (1898). — Leppert, Morph. Jb. **74** (1934) 581. — Oberholzer, R. J. H.: Z. Zellforsch. usw. **32** (1943) 517. — Pauwels, Anat. Anz. **97** (1950) Ergb. — Petersen, H.: Histologie u. mikr. Anat. München (1924). — Ribbert, Arch. Entw.mech. **20** (1906). — Schaffer, Anat. Anz. **38** (1911) Ergb. — Ders.: Z. wiss. Zool., **61** (1896). — Ders.: Handbuch d. mikr. Anat. d. Menschen, Teil 2 (v. Möllendorff) (1930). — Zuckerkandl: Anatomie der Nasenhöhle Bd. 2, 2. Auflage, Wien-Leipzig (1893).

Variationsstatistische Kernmessungen an den männlichen Geschlechtszellen von *Bufo viridis* und *Bufo vulgaris*

Von

Hans Kretschmann

Mit 13 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 20. 12. 1953)

Einleitung und Problemstellung

In der Arbeit „Kern- und Zellgrößenunterschiede der Eltern als Ursache des verschiedenen Ausfalls reziproker Krötenkreuzungen“ stellte G. Hertwig (4) unter anderem fest, daß die Spermatozoen von *Bufo viridis* bedeutend kleiner sind als die von *Bufo vulgaris*. Diesen Größenunterschied der Samenfäden zeigen auch eindeutig zwei der Arbeit beigegeführten Photographien. Exakten Messungen sind die Spermatozoen infolge ihrer Lanzenform schwer zugänglich. Man konnte höchstens vermuten, daß die Spermatozoen der Wechselkröte eine Kernklasse kleiner sind als die der Erdkröte. Da sich die Größenunterschiede für Kreuzungsversuche von Wichtigkeit erwiesen hatten, war die Aufgabe gestellt, die Größenverhältnisse der Vorstufen der Spermatozoen, also der Spermiden, variationsstatistisch zu untersuchen.

Bei der Untersuchung der Geschlechtszellen fiel sowohl bei der Wechselkröte als auch bei der Erdkröte die außergewöhnliche relative Größe der leptotänen Spermatozytenkerne im Vergleich mit den Spermidenkernen auf (vgl. Abb. 8 und Abb. 11). Schon Witschi (22) beschrieb die auffallende Größe der Spermatozyten bei *Rana esculenta*. Stichprobenmessungen zeigten, daß die hellen leptotänen Spermatozytenkerne bei Erdkröte und Wechselkröte

das ca. 6fache Kernvolumen der Spermidenkerne haben. Dies ist auf den ersten Blick nicht mit den bisherigen Ergebnissen der Kernmessungen an Geschlechtszellen in Einklang zu bringen. Ein kurzer Überblick der in der Literatur beschriebenen relativen Verhältniszahlen des Kernvolumens der einzelnen Spermatogenezellen zeigt dies:

	Sperma- tozyten	Präsp- ermi- den	Spermi- den	Beobachter
Meerschweinchen	4	2	1	Jacobj (9)
Maus	4	2	1	G. Hertwig (5)
Ratte	4	2	1	G. Hertwig (5)
10 Mollusken der Gattung Planorbis	4	?	1	Kollesow bei 20 zit.
Katze	8	4:2	1	G. Hertwig (6)
Mensch	8	4:2	1	G. Hertwig (6)
Seidenraupe	16,	0,8	1	E. Wermel (20)

Am häufigsten hat man also das Zahlenverhältnis 4:2:1 zwischen dem Kernvolumen der Spermatozyten:Präspemiden:Spermiden gefunden. Das Zahlenverhältnis 8:4:2:1 erklärte G. Hertwig (6) durch eine dritte Reifeteilung. Eine Sonderstellung nimmt die Spermatogenese der Seidenraupe ein. Hier sind die Spermatozytenkerne 16 mal größer als die Spermidenkerne. Eine dritte oder vierte Reifeteilung ist nach den Befunden von Wermel auszuschließen. Es bleibt also unklar, wie diese starke Volumenabnahme zu deuten ist. Ebenso unklar ist, daß die Spermidenkerne annähernd genauso groß wie die Präspemidenkerne sein sollen. Wermel (20) gibt als Mittelwert einen Durchmesser von 2,9 für die Präspemidenkerne und 3,07 für die Spermidenkerne an. Daß es sich hier nicht um einen Druckfehler handelt, zeigen die in seiner Arbeit dargestellten Kurven, deren Gipfelwerte die angegebenen Zahlen für die Präspemiden- und Spermidenkerne bestätigen (Wermel 20, S. 507).

Im allgemeinen darf also gesagt werden, daß die Kernvolumina der Spermatozyten immer ein Verdopplungs-Vielfaches des Kernvolumens der Spermiden haben oder anders ausgedrückt: die

Spermatozytenkerne lassen sich immer in eine entsprechend höhere Kernklasse als die der Spermiden einordnen. Das Verhältnis 6:1 der Spermatozytenkerne zu Spermidenkerne bei Erdkröte und Wechselkröte würde hier also eine Ausnahme bilden, nämlich die Spermatozytenkerne wären nicht in eine Hauptklasse, sondern in eine Zwischenklasse einzuordnen. Dieses Zahlenverhältnis mußte also variationsstatistisch gesichert und seine Genese zu klären versucht werden.

Material und Methodik

Als Material verwendete ich frisch in der Natur in der Nähe von Halle in der Zeit von Mai bis September gefangene Kröten. Für die vergleichenden Messungen an Wechselkröte und Erdkröte benutzte ich den Hoden einer Wechselkröte (*Bufo viridis*) vom 23. 8. 1950 und den Hoden einer Erdkröte (*Bufo vulgaris*) vom 4. 8. 1950. Die Tiere wurden durch Dekapitation getötet, die Hoden lebensfrisch entnommen und nach Zenker fixiert. Für die Messungen der verschiedenen Geschlechtszellen der Erdkröte benutzte ich den Hoden einer Erdkröte vom 15. 8. 1949, ebenfalls Zenker-Fixierung. Paraffineinbettung $10\ \mu$ dicke Schnitte. Färbung mit HE. Die Messungen führte ich mit dem Okularschraubenmikrometer Nr. 11297 Zeiß Jena Vergrößerung K 15 als Meßokular und als Objektiv mit einem Öl-Immersions-Apochromaten (num. Apertur 1,25), Vergrößerung 90 durch. Gesamtvergrößerung 1017.

Die Messungen der verschiedenen Geschlechtszellen einer Wechselkröte vom 12. 9. 1949 (Stieve fixiert) hatte ich schon 1951 durchgeführt. Damals hatte ich eine andere Vergrößerung, nämlich von 1150 und andererseits ein Sublimat-Formol-Essiggemisch (Stieve) zur Fixierung verwandt, so daß diese Zellkerne nicht mit den Zenker fixierten Kernen verglichen werden können. Das Zenker-Gemisch läßt die Zellkerne bedeutend mehr schrumpfen als das Stieve-Gemisch. Den gleichen Hoden der Wechselkröte vom 12. 9. 49 benutzte ich für Mikrophotographien (Abb. 5—13) bei einer Vergrößerung von 650, Stieve Fixierung, Färbung HE.

Die Spermatogenese der Kröten

Krötenhoden zeigen in ihrer Spermatogenese einen zyklischen Verlauf: Im Mai/Juni vermehren sich die Spermatogonien, im August/September trifft man Reifeteilungen und im September/Oktober vor allem die Spermiohistogenese an. Die einzelnen Phasen sind aber nicht scharf voneinander getrennt. So kann man in einem Hoden im September noch Spermatogonienteilungen, Spermatozyten, Reifeteilungen, Prä-spermiden, Spermiden und Spermien vorfinden. Dies hat für variationsstatistische Messungen den Vorteil — gegenüber den Fröschen, bei denen

man im Hoden immer nur wenige Stadien der Spermatogenese antrifft — daß man im gleichen Hoden sämtliche Stadien der Spermatogenese messen kann. Es hat den Nachteil, daß man die zeitliche Reihenfolge der Zellen oft nur schwer bestimmen kann.

Die Morphologie des Krötenhodens sei nur kurz angedeutet: Die Samenkanälchen enthalten halbkuglige Follikel oder Zysten genannt, in denen Gruppen von Geschlechtszellen und zwar immer auf annähernd gleichen Stadien anzutreffen sind. Die Charakteristika der einzelnen Geschlechtszellen seien kurz aufgezählt:

Archispermatogonien Abb. 7	Sehr große, polymorphe, chromatinarme, gelappte Kerne, reich an Nukleolen, bei Teilungen schleifenförmige Chromosomen sichtbar, liegen einzeln.
Spermatogonien Abb. 5	Mittelgroße, gelappte, chromatinreiche Kerne, stark acidophiles Cytoplasma, liegen zu vielen in einer Zyste.
Übergangsspermatogonien Abb. 6	Große, ovoide, chromatinreiche Kerne, stark acidophiles Cytoplasma, liegen zu vielen in einer Zyste.
Spermatozyten leptotän Abb. 7, 8 und Abb. 12	Zysten mit relativ kleinen-dunklen, mittleren oder relativ großen-hellen Zellkernen. Chromatin bildet typisches Fadenknäuel (Spirem). Schwach acidophiles Cytoplasma.
Spermatozyten Bukettstadium Abb. 9	Im Zellkern polare Orientierung der Chromatinfäden. Schwach acidophiles Cytoplasma mit Cytozentrum.
Spermatozyten pachytän Abb. 10 und Abb. 11	Im Zellkern parallele Chromatinfäden als Knäuel angeordnet. schwach acidophiles Cytoplasma.
Spermatozyten Diakinese Abb. 12	Im Zellkern Chromosomenpaare als Ringe und hantelförmige Gebilde sichtbar. Oft Zellkernmembran aufgelöst. Schwach acidophiles Cytoplasma.
Präsperriden Abb. 13	Mittelgroße, kugelfunde Zellkerne, in denen oft Chromosomen noch sichtbar, sonst bildet Chromatin Fadenknäuel, helles Cytoplasma liegen in Paaren und zu einer großen Zahl in den Zysten.
Spermiden Abb. 11 und Abb. 13	Kleine, kugelfunde Zellkerne, in denen meist Fadenknäuel sichtbar, helles Cytoplasma, liegen in Paaren und in einer sehr großen Zahl in den Zysten.

Befunde und Ergebnisse

Die variationsstatistischen Messungen der Spermidenkerne von der Wechselkröte (Zenker-Fixierung 23. 8. 50) und von der Erdkröte (Zenker-Fixierung vom 4. 8. 1950) ergaben typische, eingipflige Kurven. Die arithmetischen Mittelwerte des doppelten Kerndurchmessers liegen bei 8,24 und 10,55 (s. Tab. 1 und 2). Die Volumina der Spermidenkerne von der Wechselkröte zur Erdkröte verhalten sich also wie $559:1175=1,0:2,1$ (s. Abb. 1). Damit ist bewiesen worden, daß die Spermiden der Erdkröte rund eine Kernklasse größer sind als die der Wechselkröte. Ganz ähnlich werden die Spermatozoen der Erdkröte eine Kernklasse größer sein, da die morphologischen Phasen der Spermiohistogenese bei Erdkröte und Wechselkröte auch ähnlich verlaufen.

Erklärung der folgenden Abkürzungen:

- M = arithmetischer Mittelwert des doppelten Kerndurchmessers
 M^3 = dritte Potenz des arithmetischen Mittelwertes (Volumenwert)
 m = mittlerer Fehler des Mittelwertes (M)
 σ = mittlere quadratische Abweichung
 v = Variationskoeffizient

Tabelle 1

Elemente der Variationsreihe der Kernvolumina der Spermiden einer Wechselkröte vom 23. 8. 1950, Zenker fixiert, Vergrößerung $1017\times$

M \pm m	M^3	σ	v
8,24 \pm 0,036	559	\pm 0,0446	5,41 %

Tabelle 2

Elemente der Variationsreihe der Kernvolumina der Spermiden einer Erdkröte vom 4. 8. 1950, Zenker fixiert, Vergrößerung $1017\times$

M \pm m	M^3	σ	v
10,55 \pm 0,040	1174	\pm 0,489	4,64 %

Die weiteren Messungen zeigten bei der Erdkröte (Zenker-Fixierung 15. 8. 1949), daß die Kernvolumina der großen hellen leptotänen Spermatozyten : pachytänen Spermatozyten : Präesper-

miden : Spermiden sich wie $7380 : 4476 : 2532 : 1256 = 5,88 : 3,57 : 2 : 1$ verhalten (s. Tab. 3 und Abb. 2).

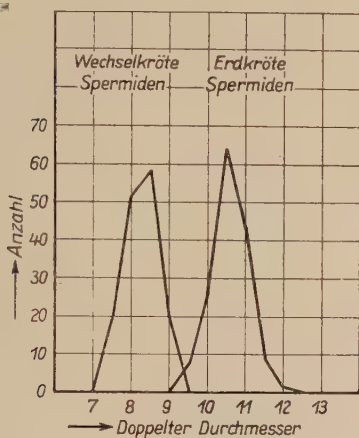


Abb. 1. 2 Variationskurven der Spermidenkerne einer Wechselkröte vom 23. 8. 50, Zenker fixiert und der Spermidenkerne einer Erdkröte vom 4. 8. 50, Zenker fixiert, Vergr. 1017 \times . Ordinate: Zahl der Zellkerne. Abszisse: doppelter Kerndurchmesser

Tabelle 3

Elemente der Variationsreihe der Kernvolumina verschiedener Samenbildungszellen einer Erdkröte vom 15. 8. 1949, Zenker fixiert, Vergrößerung 1017 \times

	$M \pm m$	M^3	σ	v
Spermiden	$10,79 \pm 0,036$	1256	$\pm 0,448$	4,15 %
Präpermiden	$13,63 \pm 0,040$	2532	$\pm 0,491$	3,60 %
pachytäne Spermatozyten	$16,48 \pm 0,060$	4476	$\pm 0,742$	4,50 %
helle leptotäne Spermatozyten	$19,47 \pm 0,058$	7380	$\pm 0,718$	3,69 %

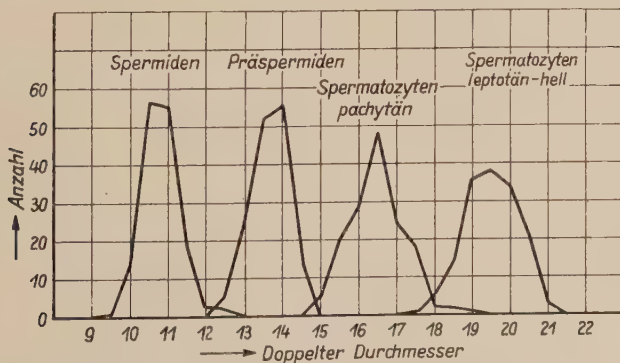


Abb. 2. 4 Variationskurven der Spermidenkerne, der Präpermidenkerne, der pachytänen Spermatozytenkerne und der hellen, leptotänen Spermatozytenkerne einer Erdkröte vom 15. 8. 49, Zenker fixiert, Vergr. 1017 \times

Auf weitere Generationen der Geschlechtszellen ist bei der Wechselkröte (12. 9. 1949 Stieve fixiert) eingegangen. Die Größen der Spermatogonienkerne seien hier nur am Rande erwähnt. Man kann morphologisch zwei Zellformen unterscheiden: Spermatogonien mit gelappten und mit mehr ovoiden Zellkernen. Die letzteren gehen ins Leptotänstadium der Spermatozyten über, so daß man sie Übergangsspermatogonien nennen könnte. Die Spermatogonien mit den gelappten Kernen haben als doppelten Kerndurchmesser den Mittelwert von 14,2 und die Übergangsspermatogonien von 17,8. Der relativ große Variationskoeffizient der gelappten Spermatogonien ($v=6,25\%$) deutet auf Wachstumsvorgänge der Zellen hin (s. Tab. 4).

Tabelle 4

Elemente der Variationsreihe der Kernvolumina verschiedener Samenbildungszellen einer Wechselkröte vom 12. 9. 49. Stieve fixiert, Vergrößerung 1150. \times

	$M \pm m$	M^3	σ	v
gelappte Spermatogonien	$14,2 \pm 0,089$	2860	$\pm 0,888$	6,25 %
Übergangsspermatogonien	$17,8 \pm 0,081$	5640	$\pm 0,806$	4,53 %
dunkle leptotäne Spermatozyten	$17,4 \pm 0,061$	5270	$\pm 0,606$	3,48 %
mittlere leptotäne Spermatozyten	$18,7 \pm 0,071$	6540	$\pm 0,709$	3,79 %
helle leptotäne Spermatozyten	$20,4 \pm 0,052$	8490	$\pm 0,634$	3,11 %
Gesamtzahl der dunklen, mittl. u. hellen leptotänen Spermatozyten	$19,1 \pm 0,073$	6970	$\pm 1,371$	7,18 %
Pachytäne Spermatozyten	$17,4 \pm 0,053$	5270	$\pm 0,646$	3,71 %
PräspERMiden	$13,8 \pm 0,043$	2630	$\pm 0,524$	3,80 %
Spermiden	$11,0 \pm 0,044$	1330	$\pm 0,548$	4,98 %

Die Spermatozyten erkennt man leicht an dem Fadenknäuel, das vom Chromatin im Kern gebildet wird. Nach ihrer Größe kann man deutlich Zysten mit kleinen, mittleren und großen Spermatozytenkernen dieses Spiremstadiums erkennen. Zwischen diesen Größen bestehen natürlich fließende Übergänge. Da die Verän-

derungen dieser Stadien langsam ablaufen, sind sie recht zahlreich im Hoden anzutreffen. Die verschiedenen Zellkerngrößen unterscheiden sich auch morphologisch. Die kleinsten Zellen dieses Leptotänstadiums haben einen runden Kern mit stark färbbarem Kernsaft und dichtem Fadengewirr. Dieses Fadenknäuel ist im Mikroskop noch deutlicher zu erkennen, als eine Photographie zeigen kann, da das Drehen an der Mikrometerschraube einen plastischen Eindruck gibt. Die großen leptotänen Spermatozyten haben einen viel helleren Kernsaft und ein aufgelockertes Fadenknäuel. Sie sind mit Ausnahme der Archispermatogonien die größten Zellen im Krötenhoden. Die sog. mittleren Spermatozyten sind lediglich Übergänge zwischen den kleinen und großen leptotänen Spermatozyten.

Ein Vergleich der Photographien Abb. 6, 7 und 8, die alle mit der gleichen Vergrößerung aufgenommen wurden, zeigen die Größenunterschiede der Übergangsspermatogonien und leptotänen Spermatozyten. Für die variationsstatistischen Messungen wurden die Zysten mit leptotänen Spermatozyten in drei Gruppen eingeteilt: Zysten mit dunklen kleinen, Zysten mit mittleren und Zysten mit hellen großen Spermatozytenkernen. Die Messungen ergaben Volumenwerte der kleinen dunklen : mittleren : großen hellen Spermatozytenkernen von $5270 : 6540 : 8490 = 1 : 1,24 : 1,61$. Ein Vergleich mit den Kernvolumina der Übergangsspermatogonien ergibt, daß die großen hellen leptotänen Spermatozyten um rund 50 % größer als die Übergangsspermatogonien sind (s. Tab. 4).

Die Kurvenanalyse (s. Abb. 3) zeigt, daß sich die Kurven der leptotänen Spermatozyten überschneiden. Dies bestätigt den Befund, daß die Zellen kontinuierlich ineinander übergehen. Wenn man ferner in unserem Beispiel die 3 Variationskurven der dunklen kleinen, mittleren und hellen großen leptotänen Spermatozyten addiert, so spricht die große Variationsbreite (s. Abb. 3) von 16,0 bis 22,5 dafür, daß es sich hier um eine Haupt- und Zwischenklasse handelt. Nimmt man nämlich die Volumenwerte (= 3te Potenz von 16,0 und 22,5, so erhält man das Verhältnis von $4096 : 11390 = 1 : 2,78$. Eine Hauptklasse allein würde nur zwischen 1 und 2 variieren. Das exakte Maß der Variationsbreite ist der Variationskoeffizient ($v = 7,18\%$). Auch dieser weist auf die besonderen Verhältnisse hier hin. (Bei der Berechnung des Mittelwertes ist zu berücksichtigen, daß von den dunklen kleinen und

mittleren Spermatozyten je 100 und von den hellen großen 150 Kerne gemessen wurden (s. Tab. 4).

Würde man umgekehrt alle leptotänen Spermatozytenkerne ohne Beachtung der morphologischen Phase gleichzeitig ausmessen, dann zeigt also immer noch der große Variationskoeffizient das Vorhandensein der Zwischenklasse an. Der Mittelwert der Kernvolumina aller leptotänen Spermatozyten liegt dagegen ungefähr in der Mitte zwischen den dunklen kleinen und hellen großen leptotänen Spermatozyten.

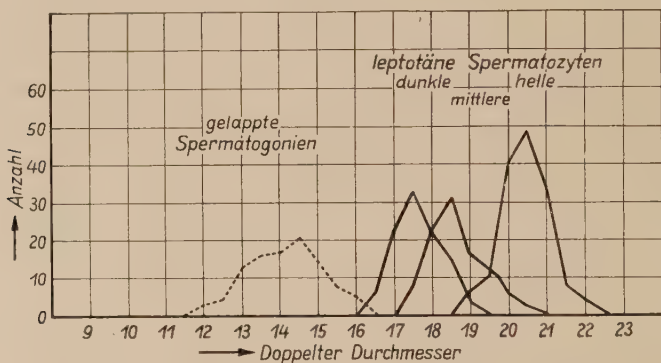


Abb. 3. 4 Variationskurven der Spermato gonien mit gelappten Kernen, der dunklen, mittleren und hellen leptotänen Spermatozytenkerne einer Wechselkröte vom 12. 9. 49. Stieve fixiert. Vergr. 1150 \times . (Wegen der verschiedenen Zenker- u. Stieve-Fixierungen können die Variationskurven der Abb. 2 mit denen der Abb. 3. u. 4 nicht absolut, sondern nur relativ verglichen werden.)

Die sich anschließenden Umwandlungen der Spermatozyten sind schwer zu beurteilen, ebenso schwierig zu messen, da die Kernmembran häufig unsichtbar ist. Deutlich zu erkennen an der polaren Orientierung der Chromatinfäden ist noch das Bukettstadium (s. Abb. 9), schwieriger schon das Pachytänstadium (s. Abb. 10 und 11) an den parallelen Chromatinfäden. Da im Diakinesestadium besonders häufig die Zellmembran undeutlich wird, habe ich vor allem die Übergänge von Bukett- zum Pachytänstadium und vom Pachytän- zum Diakinesestadium gemessen. Dabei ist noch zu bemerken, daß bei der Stieve-Fixierung die Kernmembran infolge geringer Schrumpfung des Kernes häufiger sichtbar ist.

Allein ein Vergleich der Photographien der großen leptotänen Spermatozyten und des Pachytän-Diakinesestadiums zeigt die Größenabnahme der Zellkerne (s. Abb. 8 bis 11). Die exakten variationsstatistischen Messungen bestätigen dies. Der Mittelwert

hat wieder die Größe ungefähr der kleinen leptotänen Spermatozyten oder der Übergangsspermatogonien erreicht (M der Übergangsspermatogonien 17,8, M der kleinen leptotänen Spermatozyten 17,4, M der Spermatozyten des Pachytänstadiums 17,4). Volumenmäßig besteht zwischen den großen leptotänen Spermatozyten und den Spermatozyten des Pachytänstadiums ein Unterschied von 61%. Damit haben wir ein eigenartiges Größerwerden und anschließend Kleinerwerden der Spermatozyten genau variationsstatistisch nachgewiesen, das einem reversiblen Zwischenklassenwachstum entspricht.

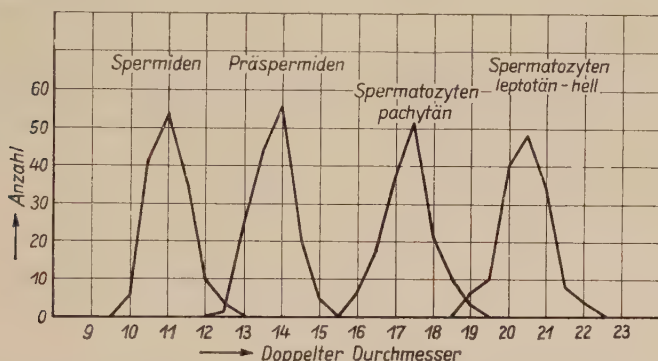


Abb. 4. 4 Variationskurven der Spermidenkerne, der Präspemidenkerne, der pachytänen Spermatozytenkerne und der hellen leptotänen Spermatozytenkerne einer Wechselkröte vom 12. 9. 49 Stieve fixiert, Vergr. 1150 ×

Die sich anschließende erste Reifeteilung halbiert das Kernvolumen der Spermatozyten des Pachytänstadiums (s. Tab. 4). King (10) bestritt die Existenz von Präspemidenkernen bei *Bufo lentiginosus*. R. Stohler (16) konnte sie bei den mitteleuropäischen Kröten nachweisen, was jetzt variationsstatistisch bestätigt wird. Ebenso halbiert die zweite Reifeteilung das Kernvolumen der Präspemiden. Die Spermiden verhalten sich also zu den Präspemiden: Spermatozyten pachytän: Spermatozyten leptotän-hell wie 1 : 2 : 4 : 6,5 (s. Abb. 4 und Tab. 4).

Deutung der Befunde

Der Vergleich der Spermiden von Wechselkröte zu Erdkröte hat ergeben, daß die Erdkröten-Spermidenkerne eine Kernklasse größer sind als die der Wechselkröte. Wenn wir ferner nicht die absoluten (infolge der verschiedenen Stieve- und Zenker-

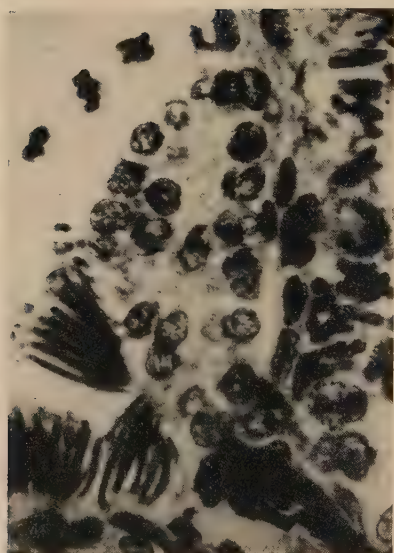


Abb. 5. In der Mitte eine Zyste mit etwa 20 Spermatogonien mit gelappten Kernen, links oben 3 Reifeteilungen in Metaphase, links unten 3 Spermatozoenbündel von *Bufo viridis*.

Vergr. 650 ×

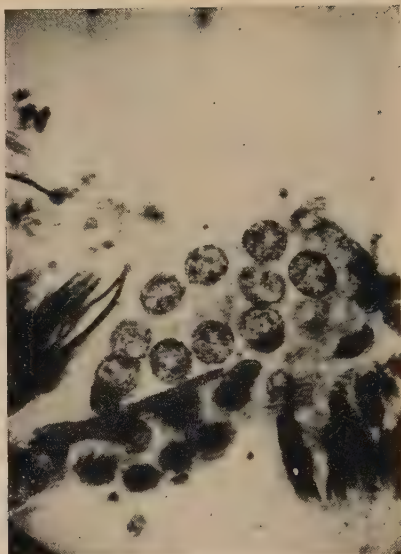


Abb. 6. In der Mitte eine Zyste mit 10 Übergangsspermatogonien, links und rechts unten je ein Spermatozoenbündel von *Bufo viridis*.

Vergr. 650 ×

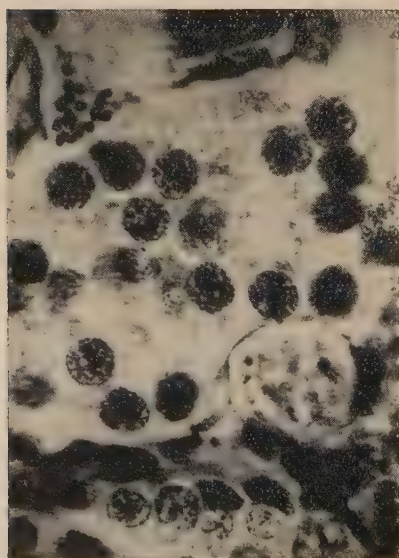


Abb. 7. Eine Zyste mit etwa 17 mittleren leptotänen Spermatozyten, links oben ein quergetroffenes Spermatozoenbündel, rechts unten einzelne, große Archispermatogonie von *Bufo viridis*.

Vergr. 650 ×

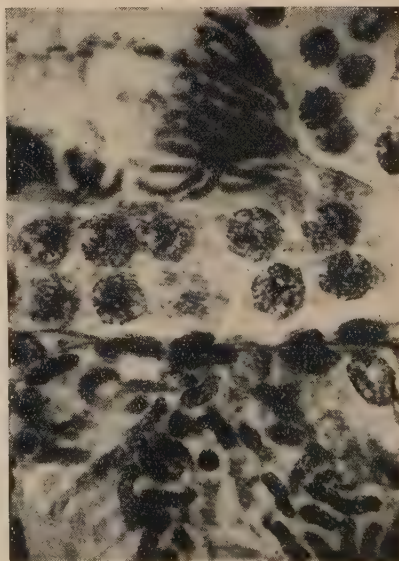


Abb. 8. In der Mitte eine Zyste mit 9 hellen leptotänen Spermatozyten unten, viele längliche, ältere Spermatiden, in der Mitte oben ein Spermatozoenbündel von *Bufo viridis*.

Vergr. 650 ×

Fixierungen), sondern die relativen Verhältniszahlen der Kernvolumina der Spermiden:Präspemiden:pachytänen Spermatozyten:hellen leptotänen Spermatozyten der Erdkröte von 1:2:3,57:5,88 und die der Wechselkröte von 1:2:4:6,5 uns ansehen, verläuft die Spermatogenese der Erdkröte der der Wechselkröte parallel. Wie die Spermidenkerne der Erdkröte, so sind auch die Präspemiden- und die Spermatozytenkerne der Erdkröte eine Kernklasse größer als die der Wechselkröte. Dieser Kerngrößenunterschied zwischen zwei verwandten Arten ist ein ganz ähnlicher, wie ihn G. Hertwig (5) bei Ratte und Maus beschrieben hat. Weiter kann man aus den relativen Verhältniszahlen noch folgern, daß die kleinen Spermidenkerne der Wechselkröte nicht durch eine dritte Reifeteilung entstanden sind.

Das Anwachsen der Kernvolumina von den Übergangsspermatogonien zu den hellen leptotänen Spermatozytenkernen und die nachfolgende Abnahme zu den Spermatozytenkernen des pachytänen Stadiums um rund 50% kann variationsstatistisch als ein reversibles Zwischenklassenwachstum betrachtet werden. Die Erklärung dafür finden wir im Oberflächenverdopplungsfaktor (G. Hertwig (7). An anderen Zellen konnte G. Hertwig nachweisen, daß in bestimmten Fällen ein physiologischer Faktor wirksam wird, der ein Verdopplungswachstum der Oberflächen hervorruft, also bei jeder Klasse einen zusätzlichen Zuwachs von $a \cdot \sqrt{2}$ bewirkt (a =Volumen der Grundzellklasse). In unserem Fall ist das Volumen der Übergangsspermatogonien $a=5640$. Auf diese Weise hätten wir den theoretischen Wert von 7975, zu erwarten, was mit dem gefundenen Wert von 8490, der großen leptotänen Spermatozyten noch in Einklang zu bringen ist (siehe Tabelle 4).

Im Anschluß an Benninghoff 1949 kann man dies reversible Zwischenwachstum auch als „funktionelles Kernödem“ deuten. Benninghoff und seine Schüler haben wiederholt festgestellt, daß die Zellkerne bei größerer funktioneller Beanspruchung an Größe zunehmen. So konnte beispielsweise Puff (18) in der Retina des Frosches auf Lichtreiz eine Schwellung der Zapfen- und Stäbchenkerne um 50% und Wendt (21) ein Kernödem an den Vorderhornzellen bei Hypertrophie der dazugehörigen Muskulatur nachweisen. Die Kerngrößenzunahme im Leptotänstadium der Spermatozyten wäre in unserem Beispiel ähnlich zu deuten, nämlich daß durch die Vorbereitung

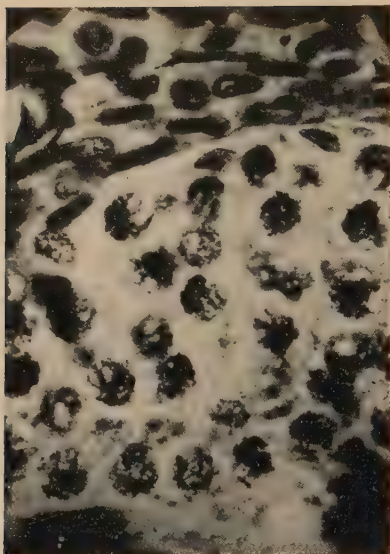


Abb. 9. Eine Zyste mit etwa 20 Spermatozyten in Bukettform, typische Bukettform an dem Zellkern links oben in der Zyste zu erkennen, darüber Hodenzwischengewebe von *Bufo viridis*. Vergr. 650 \times

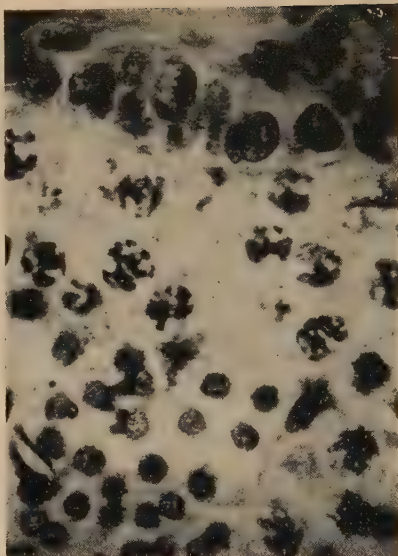


Abb. 10. Wenig oberhalb der Mitte eine Zyste mit etwa 10 pachytänen Spermatozyten, darunter links etwa 20 Spermiden, daneben rechts zusammengeschrumpfte Spermatozytenkerne des Bukettstadiums von *Bufo viridis*. Vergr. 650 \times

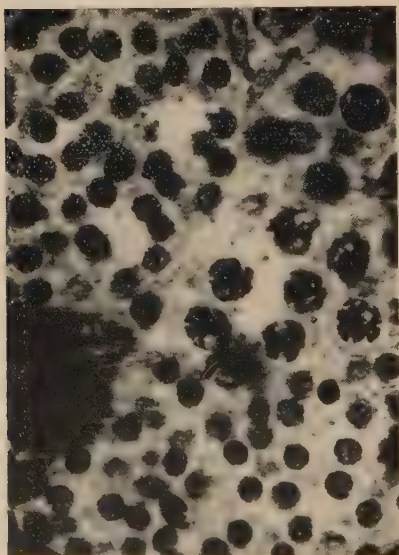


Abb. 11. In der Mitte 7 pachytäne Spermatozyten, links oben und unten etwa je 30 Spermiden von *Bufo viridis*. Vergr. 650 \times



Abb. 12. Oben eine Zyste mit etwa 12 Spermatozyten in Diakinesestadium. Deutlich die Ring- und Hantelform der Chromosomen, darunter etwa 8 mittlere leptotäne Spermatozyten von *Bufo viridis*. Vergr. 650 \times

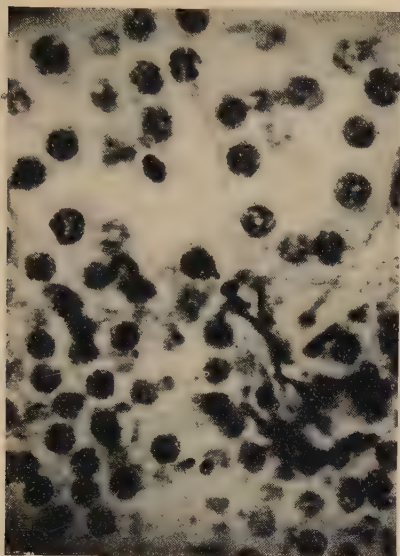


Abb. 13. Oben etwa 15 PräspERMiden, im Zellkern teilweise noch Chromosomen sichtbar. Unter diesen PräspERMiden eine Telophase der 1. Reifeteilung sichtbar, unten SpERMiden von *Bufo viridis*. Vergr. 650×

der für die Genetik wichtigen Konjugationsvorgänge der Zellkern stark in Anspruch genommen ist. Daß die Zellkerne vor allem des Bukettstadiums, das sich an das Leptotänstadium anschließt, besonders leicht durch die Fixierung schrumpfen (vgl. Stohler 16), deutet weiterhin die Empfindlichkeit der Flüssigkeit abgebenden Zellkerne an.

Verallgemeinern läßt sich der Befund des reversiblen Zwischenklassenwachstums in der Spermatogenese wahrscheinlich nicht. Die Größenverhältnisse der Zellkerne der männlichen Geschlechtszellen sind sicherlich ebenso verschieden wie die Morphologie der SpERMiohistogenese. Sagt doch Stieve (15) darüber: „Die Befunde, die an der Samenreifung der einzelnen Arten erhoben wurden, sind in weitgehendem Maße verschieden.“

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Vergleichende variationsstatistische Messungen von SpERMidenkernen der Wechselkröte (*Bufo viridis*) und SpERMidenkernen der Erdkröte (*Bufo vulgaris*) zeigen ein Verhältnis der Kernvolumina von 1:2,1. Die SpERMidenkerne der Erdkröte gehören also im Vergleich mit den entsprechenden Wechselkrötenkernen der nächsthöheren Kernklasse an, sind also doppelwertig.

2. Variationsstatistische Messungen der Kernvolumina der Spermiden : Präspemiden : pachytänen Spermatozyten : hellen leptotänen Spermatozyten ergaben bei der Wechselkröte ein relatives Verhältnis von 1:2:4:6,5, bei der Erdkröte 1:2:3,57:5,88.
3. An weiteren Messungen und deren Kurvenanalyse sowie mit Hilfe der Strukturanalyse der Zellen konnte ein Größerwerden der Spermatozytenkerne im Leptotänstadium und anschließend ein Kleinerwerden im Pachytän-Diakinesestadium bei Wechselkröte und Erdkröte um ungefähr 50 % nachgewiesen werden. Dieses reversible Zwischenklassenwachstum läßt sich mit Hilfe des Oberflächenverdopplungsfaktors (G. Hertwig 7), bzw. des funktionellen Kernödems (Benninghoff 1) deuten.

Schrifttum

- (1) Benninghoff, A.: Verhandl. Anat. Ges. 1949. (2) Bühler: Spermatogenese bei *Bufo vulgaris* Verhandl. d. anat. Gesellsch. (1895). (3) Herrmann, F.: Die postfetale Histogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät. Arch. mikrosk. Anat. **34** (1889). (4) Hertwig, G.: Kern- u. Zellgrößenunterschiede der Eltern als Ursache des verschiedenen Ausfalls reziproker Krötenkreuzungen. Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Berlin 92 Bd., (1930). (5) Ders.: Vergleich der Kerngrößen der somatischen und generativen Zellen von Maus und Ratte. Verhandl. d. anat. Ges., 1931. Erg. Heft Anat. Anz. **72**. (6) Ders.: Die dritte Reifeteilung in der Spermio-genese des Menschen und der Katze. Z. mikr. anat. Forsch. **33** (1933). (7) Ders.: Abweichungen von dem Verdoppelungswachstum der Zellkerne und ihre Deutung. Erg. Heft Anat. Anz. **87** (1939). (8) Hertwig, P.: Die Regeneration des Samenepithels der Maus nach Röntgenbestrahlung. Arch. f. exper. Zellforsch. **22** (1938). (9) Jacobj, W.: Die Kerngrößen der männlichen Geschlechtszellen beim Säugetier in bezug auf Wachstum und Reduktion. Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **81** (1926). (10) King, A. D.: The spermatogenesis of *Bufo lentiginosus* J. of Anat. **7** (1907). (11) Kuschakewitsch: Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Festschrift zum 70. Geburtstag R. Hertwigs (1910). (12) Lenhossek, M. v.: Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikroskop. Anat. **51** (1898). (13) Levy, F.: Studien zur Zeugungslehre. 4. Mitt. über die Chromatinverhältnisse in der Spermatogenese von *Rana esculenta* Arch. f. mikr. Anat. **86** (1915). (14) Meves, Fr.: Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. **54** (1899). (15) Stieve, H.: Handbuch der mikroskop. Anatomie des Menschen. Bd. VII, 2 (1930). (16) Stohler, R.: Cytologische Untersuchungen an den Keimdrüsen mitteleuropäischer Kröten. Z. f. Zellen- u. Gewebelehre **7** (1928). (17) Porka-Teiss, L.: Spermatogonien von

Bufo vulgaris L und ihr Vergleich mit larvalen somatischen Zellen desselben Tieres. Z. f. Zellforschung **17** (1933). (18) Puff, A.: Das zeitliche Auftreten der Kernschwellung bei der Helladaptation der Froschnetzhaat. Morph. Jahrbuch, Bd. 93 (1953). (19) Wermel, E. M.: Studien über Zellengröße und Zellenwachstum. 4 Mitt. über Dimensionen der Samenzellen der Seidenraupe. Z. f. Zellforschung **17** (1933). (20) Wermel, E. M. u. Scherschulskaja L. W.: Studien über Zellengröße und Zellenwachstum. VIII. Mitteilung. Z. f. Zellforschg. **20** (1934). (21) Wendt, G.: Veränderungen an den motorischen Vorderhornzellen bei Hypertrophie der dazugehörigen Muskulatur. Anat. Anz. **97** (1950). Erg.-Heft. (22) Witschi, E.: Die Entwicklung der Keimzellen der *Rana temporaria* L. Urkeimzellen und Spermatogenese. Z. f. Zellen- und Gewebelehre **1** (1924).

Über den linken Schenkel des omphalomesenteriellen Arterienringes und seine Persistenz

Von

Alfred Priesching

Mit 3 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 10. März 1954)

Obwohl die erste Beschreibung einer persistierenden Arteria omphalomesenterica schon 200 Jahre zurückliegt (A. v. Haller 1749), hat eine so elementare Frage wie die, ob hierbei der rechte oder der linke Schenkel des von diesem Gefäß gebildeten perintestinalen Ringes erhalten geblieben ist, bisher überraschenderweise nur wenig Berücksichtigung erfahren. Daher war es zur formalen Analyse eines eigenen Falles erforderlich, das Verhalten dieses Gefäßes an Embryonen und Foeten erneut zu studieren.

Von dem das Darmrohr umgebenden Arterienring (Tandler 1903, Broman 1908, Pernkopf 1921) bildet sich nach der bisherigen Meinung beim Menschen der linke Schenkel zurück, ebenso bei der Katze (Hochstetter 1892), bei Ratten und Mäusen dagegen der rechte Schenkel (Ravn 1894). Beim Menschen variiert der Zeitpunkt dieser Rückbildung: Bei Embryo Bonnot-Seevers (1906), der eine Länge von 11,0 mm hat, ist noch der Ring erhalten, im eigenen Untersuchungsmaterial befindet sich ein Objekt von 5,6 mm Länge mit nur mehr einem Schenkel.

Bezüglich der Umwandlung des Dotterstieles in den die Art. omphalomesenterica beinhaltenden Strang vgl. Broman (1913), Pernkopf, Pollitzer und Sternberg (1932). Dieser Strang schwindet beim Menschen nach Krause (1878) und Villandre und Gatellier (1911) im 2., nach Luschka (1863) und Broman (1913) im 3. Embryonalmonat, ist dagegen beim Hund (Allen 1883), bei der Katze (Robin 1860, Fère 1879), überhaupt bei den blindgeborenen Raubtieren (Luschka, Krause), ferner bei Meerschweinchen (Allen) und bei Fledermäusen (Berkelbach van der Sprengel 1931) noch zur Zeit der Geburt konstant erhalten.

Beim Menschen sind persistierende Dotterarterien selten: Teils liegen Beobachtungen über „Vasa omphalomesenterica“ in der Nabelschnur des reifen Neugeborenen vor (Bischof 1834, Schulze 1861, Hecker 1861, Hartmann 1869, Kleinwaechter 1876, Ruge 1876, Henning 1876, Leopold 1876, Ahlfeld 1879, Stutz 1878, Loennberg 1901), teils Beobachtungen über eine intraabdominelle Persistenz dieses Gefäßes bei älteren Foeten, Neonaten und Adulten (Haller 1749, Chaussier 1800, Hensinger 1827, Hartmann und Mayer 1834, Luschka 1863, Ahlfeld 1877, Genadiew 1928, Derbes und Hoge 1937, Gisel 1938; Fall Gisel besonders wichtig, da beide Art. umbilicales fehlen!).

Über Anastomosen zwischen Chorion- und Dottersackkreislauf siehe Loennberg (1901) und Branca (1913).

Die „Artère omphalomésentérique droite“ Gautier's (1931) dürfte dem eigenen Fall entsprechen und demnach nicht richtig gedeutet worden sein. Es ist dies offenbar der einzige in der Literatur beschriebene Fall, der dem eigenen entspricht.

Beschreibung des Falles:

Leiche eines 64jährigen Mannes. Allgemeiner Situs viscerum unauffällig. Spezielle Organ- und Peritonealverhältnisse in folgenden Punkten bemerkenswert: 1. Die Leber zeigt makroskopisch das Bild einer Laenneeschen Zirrhose. 2. Die Plicae umbilicales laterales sind durchschnittlich 2,5 cm hoch. 3. Die Plica umbilicalis lateralis dextra ist durch einen frei durch die Peritonealhöhle ziehenden Strang mit dem Caecum verbunden. Untersuchung dieses Stranges:

Makroskopischer Befund (vgl. Abb. 1): Länge des Stranges etwa 10 cm. In seinem mittleren Abschnitt ist er spulrund (Durchmesser 4 mm), caecumwärts trichterförmige Verbreiterung. Insertion an der ventro-medialen Caecalwand im Bereich des Ileocaecalwinkels; von hier ist er in den Recessus ileocaecalis caudalis verfolgbar.

Im Innern dieses Stranges liegt ein an eine kräftige Gefäßchorda erinnerndes Gebilde — im folgenden als „Chorda“ bezeichnet —, dessen Verlauf präpariert wurde: Ursprung von der Art. mesenterica cranialis, 2,5 cm distal vom Abgang der Art. ileocolica. Die Art. mesenterica cranialis gibt hier einen 1 mm dicken, 2 cm weit makroskopisch verfolgbaren Ast in das Centrum der in diesem Abschnitt sehr locker gebauten, etwa 5 mm dicken Chorda ab (Abb. 1). Diese liegt im Mesostenium — Entfernung von der Gekrösewurzel ca. 2 cm — und zieht auf kürzestem Weg zum Ileocaecalwinkel. Dabei ist sie mit der ursprünglich — i. e. auf median-sagittale Gekröseeinstellung bezogen — linken, hier verdickten, weißen, glänzenden Serosalamelle fest verwachsen, aber aus der Membrana propria mesostenii leicht isolierbar. Sämtliche Gefäße kreuzen die Chorda an ihrer ursprünglich rechten Seite.

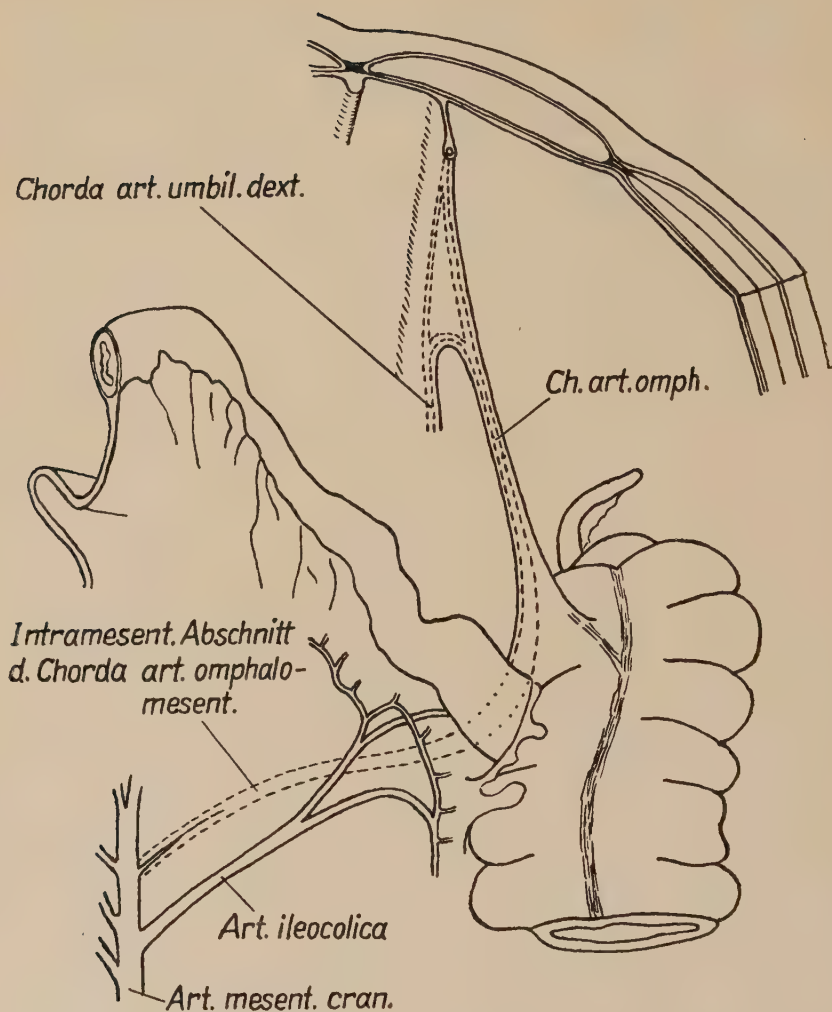


Abb. 1. Verlauf der Chorda arteriae omphalomesentericae. Ansicht von dorsal-cranial.
Ch. art. omph. = frei durch die Bauchhöhle ziehender Abschnitt der Chorda arteriae omphalomesentericae

Im Ileocaecalwinkel beträgt der Durchmesser der Chorda 7 mm. Hier liegt sie — in situ betrachtet — zuerst an der dorsalen Wand des Ileum (sehr lockere Verbindung), gelangt an die mediale (wieder lockere Verbindung) und dann an die ventrale Wand des Caecums; hier findet sich infolge zahlreicher, aus der circulären Muskelschicht und der Taenia libera des Caecums einerstrahlender Muskelfaserbündel eine besonders feste Verbindung, wobei die Caecalwand im Sinne eines 1,5 cm tiefen Traktionsdivertikels ausgezogen ist.

Weiterer Verlauf der Chorda innerhalb des oben genannten Peritonealstranges zur Plica umbilicalis lateralis dextra. Innerhalb dieser sowie an der ventralen Leibeswand finden sich Verbindungsstränge mit der Chorda art. umbil. dextr., mit Ästen der Art. vesicalis cranialis und der Art. epigastrica caud. Näheres Abb. 2.

Mikroskopischer Befund (vgl. Abb. 3): Um ein zentrales Gefäß (Kaliber ca. 200 μ) mit Längsmuskulatur in der Intima und circulärer Muskulatur in der Media, longitudinal verlaufende, im transperitonealen Chordaabschnitt (hier Durchmesser der Chorda im Mittel 2,5 mm) durch

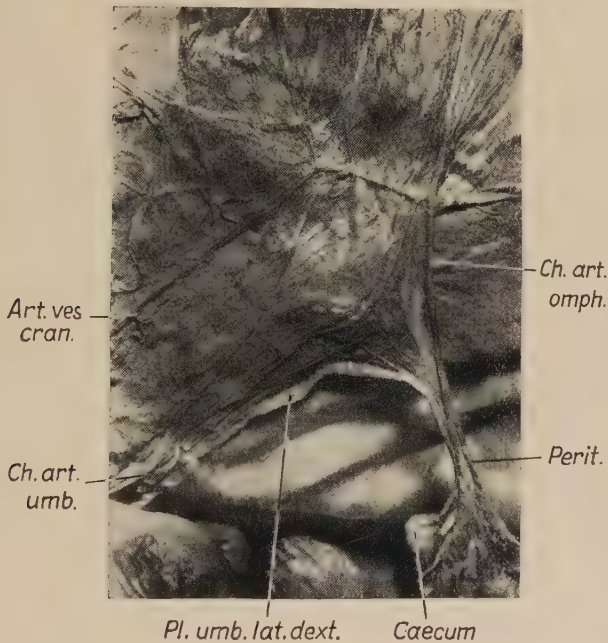


Abb. 2. Die Anastomosen der Chorda arteriae omphalomesentericae im Bereiche der Plica umbilicalis lateralis dextra und der ventralen Bauchwand nach teilweiser Entfernung des Peritonealüberzuges. Die Verbindungen mit der Art. epigastrica caudalis sind auf dieser Abbildung nicht zu sehen. Ansicht von dorsal-cranial. Art. ves. cran. = Arteria vesicalis cranialis; Ch. art. omph. Chorda arteriae omphalomesentericae; Ch. art. umb. = Chorda arteriae umbilicalis; Perit. = Peritonealüberzug des Gefäßstranges, longitudinal gespalten; Pl. umb. lat. dext. = Plica umbilicalis lateralis dextra.

dünne Bindegewebssepten, im intramesenteriellen Abschnitt (Durchmesser der Chorda 5 mm!) durch breite Fettgewebsschichten voneinander getrennte Bündel glatter Muskulatur. Unter dem Peritonealüberzug (transperitonealer Abschnitt) vorwiegend longitudinal angeordnete kollagene Faserbündel.

Eigene Untersuchungen:

Der Fall wurde zunächst als Persistenz einer Art. omphalomesenterica bei erhaltenem linkem Schenkel des embryonalen periintestinalen Ringes gedeutet. Zur Überprüfung dieser Ansicht und zur formalen Klärung sich daraus ergebender Fragen (vgl. Schlußfolgerungen) wurden 25 Schnittserien durch Embryonen von 3,0 bis 11,0 mm Länge mikroskopisch, sowie 10 Objekte mit einer Sch. St. L. von 4,0 bis 10,0 cm und noch erhaltener Art. omphalomesenterica mit der binokularen Präparierlupe (Leitz. Vergr. 20fach) untersucht und dabei folgende, im Schrifttum unbekannte Beobachtungen gemacht:

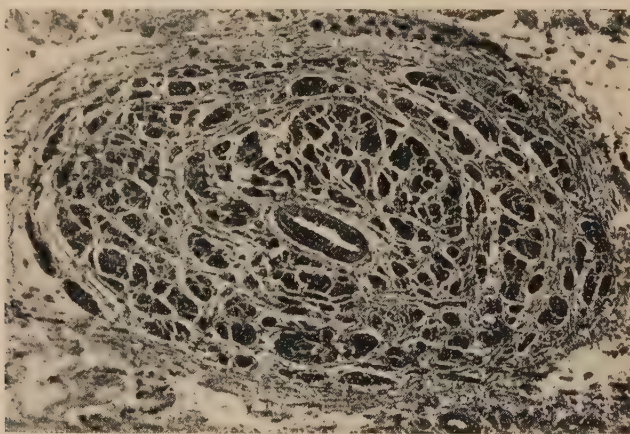


Abb. 3. Transperitonealer Abschnitt der Chorda arteriae omphalomesentericae. 30fache Vergr.

1. Bei 15 Embryonen war nur mehr ein Schenkel des omphalomesenteriellen Arterienringes vorhanden; und davon sechsmal der linke Schenkel. (Bei Pernkopfs E. h. Li₁ Ring zwar noch erhalten, aber linker Schenkel dicker als rechter.) Anzahl, Dickenverhältnisse und Ursprungshöhen der den Omphalomesenterica-Stamm aufbauenden Wurzeln zeigen keine Unterschiede gegenüber Objekten mit erhaltenem rechten Schenkel (vgl. dazu Tandler, Broman, Pernkopf). Dagegen erfolgt die Verschiebung (Beginn bei Objekten von 9 mm Länge) des die Art. omphalomesenterica und peripher auch Reste des Ductus omphaloentericus enthaltenden Stranges, wie zu erwarten ist, auf die — ursprünglich — linke Gekröseoberfläche. Innerhalb des

Gekröses zeigt das Gefäß, unabhängig davon, welcher Schenkel erhalten blieb, stets das gleiche Verhalten.

2. Unter den 10 mit der Lupe untersuchten Objekten (4,0 bis 10,0 cm Sch. St. L.) entsprang der Strang sechsmal an der typischen Stelle der rechten, viermal hingegen an der entsprechenden Stelle der linken Gekröseoberfläche. Von diesen 4 Fällen gelangte er dreimal (Objekte von 4,0 cm, 7,0 cm und 8,3 cm Sch. St. L.), frei durch die Bauchhöhle ziehend, in den von Caecum- bzw. Appendixanlage und terminalem Ileum gebildeten Winkel, nahm beim jüngsten Objekt einen fast geradlinigen, in den beiden anderen Fällen (Caecumwanderung weiter fortgeschritten) einen im Ileocaecalwinkel geknickten Weg, der aber infolge der Anordnung der Dünndarmschlingen (vgl. Mueller 1896, Pernkopf 1923) immer noch die kürzest mögliche Verbindung von der Insertionsstelle am Mesostenium zum Nabel darstellte. Vom Ursprung bis zum Ileocaecum lag der Strang in diesen drei Fällen zwischen freiem Mesenterium und dorsaler Wand der Peritonealhöhle; ebenso bei dem vierten der genannten Objekte (Sch. St. L. 8,8 cm), bei dem er aber nicht zum Ileocaecalwinkel verlief, sondern zwischen die dorsale Wand der Caecumanlage und die rechte Niere. Weiterhin gelangte er um die laterale Caecalwand bzw. die ca. 450° im Sinne des Uhrzeigers spiralig eingerollte Appendix zum Nabel.

Schl u ß f o l g e r u n g e n

1. Beim Menschen bleibt von dem durch die Art. omphalomesenterica gebildeten periintestinalen Ring entweder der rechte oder der linke Schenkel länger erhalten.

2. Anzahl, Kaliberverhältnisse und segmentaler Abgang (bei einander entsprechenden Entwicklungsstadien) der die Art. omphalomesenterica aufbauenden Wurzeln stehen in keiner Relation zur Erhaltung eines bestimmten Schenkels.

3. Bei erhaltenem linken Schenkel verhält sich der Strang gegenüber den Lage- und Formveränderungen der aus der Nabelschleife hervorgehenden Darmabschnitte passiv, kommt in topischen Konnex mit der Caecalanlage und macht, den kürzesten gebotenen Weg zum Nabel benützend, die letzte Phase der Wanderung des Caecums, nämlich aus der Medianebene nach rechts und caudal an dessen Bestimmungsort, zwangsläufig mit.

Ob hierbei der Strang in den von terminalem Ileum und Caecal-(Appendix-)Anlage gebildeten Winkel oder an die (spätere) laterale Caecalwand zu liegen kommt, scheint von Formvariationen der Caecal-(Appendix-)Anlage abzuhängen.

4. Die physiologische Rückbildung der Art. omphalomesenterica erfolgt unabhängig davon, welcher Schenkel erhalten blieb.

5. Die eingangs als „Chorda“ angesprochene Bildung stellt die Persistenz einer Art. omphalomesenterica bei erhaltenem linken Schenkel des periintestinalen Ringes dar, differiert aber gegenüber den normalen embryonalen Entwicklungsstadien insbesondere in zweierlei Hinsicht:

a) Der Strang inseriert an der Plica umbilicalis lateralis dextra. Dies ist (keine eigenen Untersuchungen) im Zusammenhang mit den sekundär entstandenen Anastomosen zwischen Art. umbilicalis und Art. omphalomesent. (Loennberg), sowie einer mechanisch bedingten intraabdominellen Verlagerung erklärbar.

b) Der Strang verläuft von seinem Ursprung an der Art. mesenterica cran. bis zum Caecum intramesenterieell. Die Beziehungen zum Caecum schließen eine Persistenz des primär intramesenterieellen Verlaufes aus. Da eine Aufnahme des Stranges in das Gekröse durch eine vorübergehende caudale Verlagerung der Radix mesostenii (übermäßige caudale Ausdehnung der Gekrösefixation mit nachfolgender Mobilisation) nicht zu erwarten ist (vgl. Toldt 1879), muß die Verlagerung dieses Stranges in das Gekröse — wofür auch der Befund an der Serosa spricht — als sekundär, mechanisch bedingt betrachtet werden.

6. Die embryologischen Befunde lassen erwarten, daß der auf eine persistierende Art. omphalomesenterica zurückzuführende, durch das Peritonealcavum ziehende Strang auch an der lateralen Seite des Caecum bzw. des Colon ascendens inserieren kann.

7. Praktisch verdient die Beobachtung Interesse, weil der Strang Ursache einer Darmeinklemmung werden könnte und möglicherweise infolge seiner Beziehungen zu Caecum und Processus vermiformis die Funktion dieser Organe beeinträchtigt.

Literatur

- Ahlfeld, F.: Über die Persistenz der Dottergefäße, nebst Bemerkungen über die Anatomie des Dotterstranges. Arch. Gynäk. **11** (1877) 184. — Ders.: Persistierende Dottergefäße auf der Placenta und im Nabelstrange einer reifen Frucht. Arch. Gynäk. **14** (1879) 303. — Allen, W.: Omphalo-mesenteric remains in Mammals. J. Anat. a. Physiol. **17** (1883) 59. — Berkelbach van der Sprenkel, H.: Persistenz der Dottergefäße der Fledermäuse. Z. mikr. anat. Forsch. **28** (1932) 185. — Bischoff: Beiträge zur Lehre von den Eyhüllen. Bonn (1834), zit. n. Broman (1913). — Bonnet, E. and Seevers, R.: On the structure of a human embryo eleven millimeters in length. Anat. Anz. **29** (1906). — Branca, A.: Structure rôle vés. omb. de l'homme. J. Anat. et Physiol. **49** (1913) 1, 171, 383. — Broman, J.: Über die Entwicklung und „Wanderung“ der Zweige der Aorta abdominalis beim Menschen nebst Bemerkungen über Gefäßwurzelwanderungen im allgemeinen. Anat. Hefte **36** (1908) 407. — Ders.: Über das Schicksal der Vasa vitellina bei den Säugetieren. Erg. Anat. **21** (1913) 99. — Chaussier: Sur les vaisseaux omphalo- ou ombilico-mésentériques. Bull. scienc. Soc. phil. Paris **3** (1800) 148, zit. n. Broman (1913). — Derbes, V. and Hoge, M.: A case of Meckel's diverticulum. Anat. Rec. **69** (1937) 5. — Féré, Ch.: Vaisseaux omphalo-mésentériques. Progr. méd. **7** (1879) 185. — Gautier, J.: Persistance de la Portion intra-abdominal de l'artère omphalo-mésentérique droite. Ann. Anat. Path. **8** (1931) 1280. — Genadiew, A. N.: Zur Frage über die Meckelsche Divertikel und dessen Blutversorgung nebst Beschreibung eines Falles persistierender A. omphalo-mesenterica. Učenyje Sapiski Kasan. Univers. **4** (1928) 483. Zit. n. Ref. Anat. Ber. **17** (1929—30) 265. — Gisel, A.: Persistenz der Art. omphalomesenterica und Fehlen der Nabelarterien bei einem Neugeborenen. Z. Anat. **108** (1938) 686. — Haller, A. v.: Iconum anatomicarum partium corporis humani fasciculus III. Göttingen 1749, 49. Zit. n. Broman (1913). — Hartmann, G.: Persistierende Vasa omphalo-mesenterica in Nachgeburten reifer Kinder. Msch. Geburtsh. **33** (1749) 193. — Hartmann und Mayer: Untersuchungen über das Nabelbläschen usw. Bonn, 1843, 535. Zit. n. Ahlfeld (1877). — Hecker, C.: Klinik der Geburtskunde, Bd. 1, 53; Leipzig (1861). — Henning: Arch. Gynäk. **8** (1876) 163. — Hensinger: Vasa omphalomesenterica. Z. organ. Phys. **1** (1827) 335. Zit. n. Berkelbach van der Sprenkel. — Hochstetter, F.: Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems. Erg. Anat. **1** (1892) 696. — Kleinwächter, L.: Ein Beitrag zur Anatomie des Ductus omphalomesentericus. Arch. Gynäk. **10** (1876) 238. — Krause, W.: Varietäten der Aorta abdominalis und ihrer Äste. In: Henle: Handbuch d. systematischen Anatomie d. Menschen, Bd. 3/1, Gefäßlehre. Braunschweig (1868). — Leopold: Arch. Gynäk. **8** (1876) 363. — Loennberg, J.: Studien über das Nabelbläschen an der Nachgeburts des ausgetragenen Kindes. Stockholm (1901). Zit. n. Broman (1913). — Luschka, H.: Die Anatomie des Menschen, Bd. 2. Tübingen (1863). — Mueller, E.:

Beiträge zur Anatomie des menschlichen Foetus. Kunigl. svenska Vetenskaps. Akad. Handl. **29** (1897) Nr. 2. — Pernkopf, E.: Die Entwicklung der Form des Magendarmkanales beim Menschen. Z. Anat. **64** (1922) 96. — Politzer, G. und Sternberg, H.: Über die Entwicklung der ventralen Körperwand und des Nabelstranges beim Menschen. Z. Anat. **92** (1930) 279. — Ravn, E.: Über die Arteria omphalomesenterica der Ratten und Mäuse. Anat. Anz. **9** (1894) 420. — Robin, M. Ch.: Mémoire sur la retraction, la cicatrisation et l'inflammation des vaisseaux ombilicaux. Mem. Soc. Méd. et. Chir. Bord **14** (1860) 395. — Ruge, C.: Über die Gebilde im Nabelstrang. Z. Geburtsh. **1** (1876) 1. — Schultze, O.: Das Nabelbläschen, ein constantes Gebilde in der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes. Leipzig (1861) 12. — Stutz, G.: Der Nabelstrang und dessen Absterbungsprozeß. Arch. Gynäk. **13** (1878) 315. — Tandler, J.: Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Darmarterien. Anat. Hefte **23** (1903) 187. — Toldt, C.: Bau und Wachstumsveränderungen der Gekröse des menschlichen Darmkanals. Denkschr. Akad. Wiss., Wien; Math.-naturwiss. Kl. **41** (1879) 1. — Villandre, Ch. et Gatellier, J.: Les artères mésentériques. Progr. med. **51** (1911) 621.

*Aus der Prosektur der Heil- und Pflegeanstalt „Am Steinhof“ in Wien
(Vorstand: Prim. Dr. B. Uiberrak)*

Anatomische Befunde bei der Dysostosis Craniofacialis (Crouzon)¹

Von

H. Groß

Mit 5 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 1. Juni 1954)

Die Dysostosis craniofacialis (D. c. f.) stellt eine seltene, 1912 erstmalig von Crouzon beschriebene Verbildung des Gesichtes dar, die meist mit einer turricephalen Schädelform und Augenstörungen verbunden ist. Das Gesicht hat nach Burton ein froschähnliches Aussehen und ist so charakteristisch, daß die Krankheitsträger untereinander wie Mitglieder derselben Familie gleichen (Debre). Zu den hervorstechendsten Merkmalen gehört eine hohe Stirne mit einer median verlaufenden, von der Nasenwurzel ausgehenden höckerartigen Vorwölbung, ein übergroßer Augenabstand, eine starke Protrusion der Bulbi, eine „papageienschnabelartig“ geformte Nase, eine Hypoplasie des Oberkiefers und eine durch letztere vorgetäuschte Prognathie des Unterkiefers. Am Schädel finden sich, abgesehen von der äußeren Form, prämatüre Nahtsynostosen, starke Druckerscheinungen in Form von vermehrten Impressiones digitatae und eine Verbildung der Schädelgruben. Zu den Augensymptomen gehören außer den angeführten noch ein Strabismus divergens und eine Sehnervenschädigung bis zur Atrophie.

Die Literatur weist eine zahlreiche Kasuistik dieser so augenfälligen Mißbildung auf und es bestehen mannigfache Mutmaßungen über die Formalgenese und über die Ursache besonders der Augensymptome. Es liegen aber — soweit sich aus dem zur

¹ Auszugsweise demonstriert in der Vereinigung der pathologischen Anatomen Wiens am 16. 12. 1952.

Verfügung stehenden Schrifttum ermitteln ließ — genauere Beschreibungen der morphologischen und topographischen Verhältnisse des Kopfes bislang noch nicht vor. Der Autor will nun an Hand eines Falles einen Beitrag in dieser Richtung liefern.

Krankengeschichte

Der etwas über 3½-jährige Alfred D. wird wegen epileptischer Anfälle in der Anstalt aufgenommen.

Über die Familienanamnesen liegen folgende Angaben vor: Die Mutter leidet an epileptischen Anfällen und soll wie der Knabe hervortretende Augen haben. Der Vater soll schwachsinnig sein. Geschwister sind keine vorhanden.

Schwangerschaft und Geburt verliefen normal. Bei der Geburt im Krankenhaus fiel gleich ein ausgesprochener Turmschädel und eine



Abb. 1

Protrusion der Bulbi auf. Die körperliche und geistige Entwicklung verlief verlangsamt. Zu welchem Zeitpunkt sich die Abnahme des Sehvermögens bemerkbar machte, geht aus der Krankengeschichte nicht hervor. Im Alter von zwei Jahren traten erstmalig Anfälle auf, die als typisch epileptische beschrieben werden. Sie wiederholten sich zunächst mehrmals täglich, nahmen aber später allmählich an Häufigkeit ab. In dieser Zeit entwickelte sich auch eine Lähmung der rechten Extremitäten.

Befund: Der Knabe ist annähernd dem Alter entsprechend entwickelt und zeigt einen leicht reduzierten Ernährungszustand.

Das Gesicht ist in typischer Weise im Sinne einer D. c. f. verbildet (Abb. 1). Die Stirn- und

Schläfengegend sind erheblich verbreitert und die Schläfenbeinschuppen laden weit nach seitwärts zu aus. Die Stirne ist auffallend hoch und in ihrer Mitte erhebt sich ein median verlaufender, deutlich tastbarer Knochenwulst. Der Augenabstand ist abnorm weit (Innerer Lidwinkelabstand 35, äußerer 94 mm). Die Bulbi stehen sehr tief und divergent und weisen einen enormen Exophthalmus auf. Die Stellung der Lidspalten kann als leicht „antimengoloid“ bezeichnet werden. Die häufig beschriebene „Papageienschnabelnase“ ist hier nicht vorzufinden. Hier ist die Nase nur durch eine sehr breite Wurzel auffällig. Die Oberlippe scheint zu kurz geraten und der Mund steht stets leicht geöffnet. Die

Mundwinkel ziehen nach abwärts. Es findet sich eine Prognathie des Unterkiefers. Der Gaumen ist hoch gewölbt und es wird ein Aufbiß verzeichnet.

Abgesehen von einer hydrocephalen Konfiguration fällt der Kopf durch die abnorme Höhe der Stirne und Kürze ins Auge. Dadurch wird ein turmschädelähnlicher Eindruck hervorgerufen. Links parietal findet sich bei der klinischen Untersuchung eine 2 : 5 cm haltende Öffnung im knöchernen Schädeldach mit einer im Liegen pulsierenden Vorwölbung der Kopfschwarte.

Mißbildungen am Rumpf und an den Extremitäten können bei der äußeren und Röntgenuntersuchung nicht nachgewiesen werden. Der innere Befund entspricht der Norm. Die serologischen Untersuchungen auf Lues in Blut und Liquor sind negativ. Der Liquorbefund ist ohne Besonderheiten.

Neurologisch: Die rechte Pupille ist weiter, die linke ist leicht exzentrisch und entrundet. Die Lichtreaktion fehlt, die sympathische Reaktion ist erhalten. An den übrigen Hirnnerven ist ebenso wie an den oberen Extremitäten kein pathologischer Befund erhebbar. Das rechte Bein ist spastisch paretisch. Die Sensibilität läßt sich nicht sicher beurteilen.

Augenbefund: Totale Amaurose. Die Fundi zeigen beiderseits eine Optikusatrophie.

Psychisch: Sprachliche Äußerungen sind nur in geringem Umfang vorhanden, das Sprachverständnis für einfache Aufträge ausreichend. In geistiger Hinsicht weist der Knabe einen beträchtlichen Rückstand auf, der einem Schwachsinn mittleren Grades entspricht.

Das Schädelröntgen zeigt eine hochgradige Deformität der Schädelkapsel. Schädelnähte sind auf keinem Bild sichtbar. Die Impressiones digitatae sind in ungewöhnlichem Maße vermehrt und vertieft, wodurch ein wabiges Bild hervorgerufen wird. Eine Balkchenstruktur der Schädelknochen ist nicht erkennbar. Die Encephalographie ergibt bei sehr mangelhaftem Luftgehalt eine erhebliche Erweiterung des Ventrikelsystems.

Krankheitsverlauf: Der neurologische und psychische Befund bleibt bis zuletzt im wesentlichen unverändert. Anfälle kommen nicht mehr zur Beobachtung. Im Alter von $3\frac{3}{4}$ Jahren stirbt das Kind an den Folgen einer Pneumonie.

Sektion

Zunächst wird das Gehirn von beiden Carotiden aus mit Formol fixiert. Dann wird der Schädel durch einen Schnitt, der vom unteren Orbitarand zum Atlas reicht, abgetrennt und in Formol eingelegt. Die äußeren, nicht knöchernen Teile des Kopfes verbleiben beim Leichnam. (Der Schnitt wird leider zu hoch geführt, so daß die unteren Abschnitte der Orbitae fehlen.)

Der Schädel ist, wie erwähnt, auffallend kurz und hoch, hyperbrachycephal. Die größte Schädelhöhe findet sich ungefähr in der Gegend der frontoparietalen Grenze. Die übergroße Breite erfährt der

Schädel durch eine weite Ausladung der Temporalregion. (Größte Schädelbreite 145 mm, größte Schädellänge 158 mm, horizontaler Schädelumfang 440 mm.)

Von den Schädelnähten ist nur die Sutura nasofrontalis gut differenzierbar. Vom lateralen Orbitalrand zieht beiderseits eine angedeutete 5 cm lange Naht cranialwärts, die einer Sutura sphenofrontalis entsprechen dürfte. Sonst sind Nähte nirgendwo nachzuweisen.

An Stelle der Pfeilnaht erhebt sich ein schmaler, leicht kammartig vorspringender Knochenbuckel, der sich frontalwärts fortsetzt, sich erheblich verbreitert und schließlich oberhalb der Nasenwurzel endet. Links parietal, 3 cm vom Mediansagittalbogen entfernt, erhebt sich eine



Abb. 2

1 cm hohe Vorwölbung aus häutigem, derbem Gewebe, unter der kein Knochen zu tasten ist. Die Öffnung ist längsoval. Der größte Durchmesser beträgt 5 cm, der kleinere, horizontal gelegene 3,5 cm. Der Schädelknochen ist außerordentlich dünn und stellenweise, insbesondere in der Umgebung des Defektes, sogar dehiszent.

Die Orbitae, deren unterer Anteil fehlt, zeigen beiderseits ohne merklichen Seitenunterschied eine enorme Verbindung (Abb. 2). Die Verbindungsnahte zwischen den einzelnen Knochen fehlen völlig. Auffallend ist vor allem eine Abflachung in sagittaler Richtung. Die obere Wand entspricht der sich normalerweise hier befindlichen Facies orbitalis des Stirnbeines und zieht schräg nach lateral aufwärts. Medial geht sie in einem nach vorn konvexen Bogen direkt in die verbreiterte Pars nasalis des Stirnbeines über. Mit der lateralen Wand, der Facies orbitalis des großen Keilbeinflügels, bildet die obere Wand einen annähernd rechten Winkel. Die Fissura orbitalis cerebralis, die durch das Zusammentreffen dieser Wände gebildet wird, ist hier bis auf einen kleinen medialen Anteil obliteriert. Die Kante endet lateral in einem Recessus für die Tränendrüse, der gegenüber der Norm zu weiträumig erscheint.

Richtunggebend für den weiteren Sektionsverlauf war die Absicht, aus den topographischen Verhältnissen im Bereich der Umgebung des

Sehnervenkanales eine Erklärung für die Atrophie des N. opticus zu finden. Es wurde daher zunächst die Schädeldecke links frontotemporal entfernt, dann ein Teil des Temporallappens und schließlich das Orbitadach reseziert (Abb. 3).

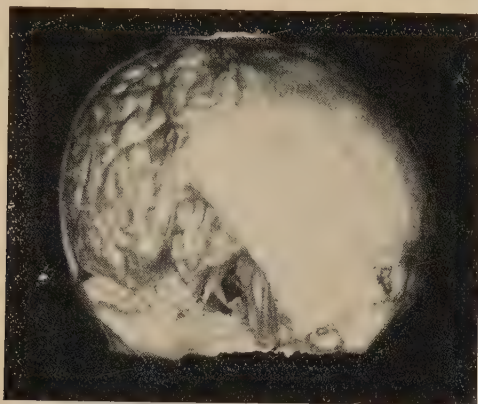


Abb. 3

Auffallend ist hier vor allem die Geräumigkeit der basalen Cysten und man hat den Eindruck, als ob das Diencephalon parietalwärts verlagert ist. Dadurch scheint ein erheblicher Zug auf den Sehnerv und Hypophysenstiel ausgeübt worden zu sein. Der bedeutend verdünnte Sehnerv erfährt an der Stelle des Austritts aus dem Kanal einen deutlichen Knick und zieht steil cranialwärts. Der Tractus opticus ist als dünner Strang am beträchtlich ausgezogenen Boden des dritten Ventrikels nach oben entlang ziehend erkennbar. Hypophysenstiel und Infundibulum scheinen ebenfalls verlängert zu sein. Nach der Entfernung des Daches des Sehnervenkanales zeigt sich, daß daselbst weder eine Einklemmung noch eine abnorme Krümmung des Nerven stattgehabt haben kann.

Nach Resektion weiterer Knochenteile und des Stirnlappens findet man eine hochgradige Erweiterung des Seitenventrikels (Abb. 4). Das Unterhorn ist besonders stark in der Nähe des Temporalpoles ausgedehnt und erreicht die graue



Abb. 4

Rindensubstanz. Gegen den Knochendefekt ist das Vorderhorn porusartig verzogen. Es ziehen trabekelförmige Leisten aus der Marksubstanz in die Richtung des Defektes. Makroskopisch kann man an der Wand des Porus keine genauere Schichtung erkennen.

Histologischer Befund (Prim. Dr. Uiberrak): Der Hirnbruch entspricht einer Vorstülpung von Parietalrinde mit subkortikalen Markschichten, die von einer verdickten, z. T. locker lymphozytär durchsetzten Dura überdacht ist. Die Meningen im Bereich der Hernie sind odematös aufgelockert mit diffus eingelagerten Rundzellen. Die venösen Gefäße sind stark ausgeweitet und vereinzelt von histiozytären Zellmänteln umgeben. Die vorgewölbten Hirnabschnitte sind in ihrer Struktur schwer gestört und weisen außerdem die verschiedensten Degenerationsformen der Ganglienzellen auf. Neben fettigen und lytischen Veränderungen sind auch Schrumpfungsprozesse an einigen Ganglienzellen nachweisbar, letztere vor allem entlang schmaler Spaltbildungen. Hier finden sich auch einige, teils ovale, teils rundliche Kalkherde. Die übrige Parietalrinde zeigt deutliche, gefäßbedingte Aufhellungszentren, die dem Cortex an den Stellen größerer Ausbreitung ein leicht marmoriertes Aussehen verleihen. Die venösen Gefäße sind auch hier ausgeweitet, die kleinkalibrigen Arterien jedoch beträchtlich kontrahiert. Die Ganglienzellen weisen vorwiegend in umschriebenen Arealen ischaemische Nekrosen auf.

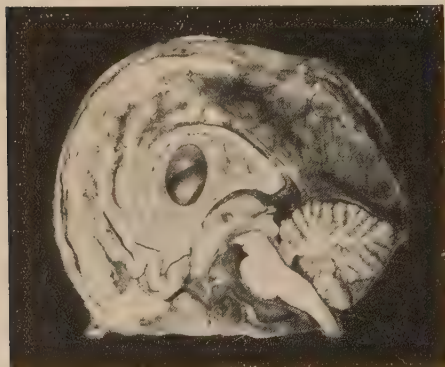


Abb. 5

Am Mediansagittalschnitt (Abb. 5) fällt die fronto-parietalwärts gerichtete Verlagerung des Diencephalons noch mehr ins Auge. Die Regio tuberis ist steil gestellt und in die Länge gezogen. Das Tuberculum cinereum erscheint ebenfalls größer als der Norm entsprechen würde. Das Kleinhirn ragt mit einem Anteil der Tonsille in das Foramen occipitale.

Letzteren Befund können wir zum Arnold-Chiari'schen Syndrom zugehörig auffassen. Bei unserem Fall, der ohne Spaltbildung der Wirbelsäule und des Rückenmarkes einhergeht, muß die Verlagerung einzelner Kleinhirnteile in das Foramen magnum als sekundär durch die abnormen Druckverhältnisse hervorgerufen angesehen werden (zweite Gruppe des Arnold-Chiari'schen Syndroms nach Benda). Zu einer merklichen Verengung der vierten Ventrikels ist es noch nicht gekommen.

Der Balken zeigt eine annähernd halbkreisförmige Krümmung, deren Scheitel frontoparietal zu liegen kommt. Der leicht in derselben Richtung gekrümmte Fornix bildet etwa den Durchmesser des Halbkreises. Der

gemeinsame Verlauf zwischen Fornix und Balken im rückwärtigen Anteil fehlt und die Berührung erfolgt erst beim Splenium corporis callosi. Durch dieses Verhältnis mußte das Septum pellucidum stark vergrößert und sogar dehiszent werden. Durch die starke Balkenkrümmung wird in weiterer Konsequenz der Raum zwischen Dach und Boden der Cella media des Seitenventrikels vergrößert und der schon beträchtliche Hydrocephalus erfährt eine weitere Zunahme. Die Achsen der Großhirnhemisphären zeigen eine etwa dem Balken entsprechende Krümmung in frontoparietaler Richtung. Dadurch entsteht eine zur Horizontalen fast senkrechte Lage der Achse des Stirnlappens.

Sonst ist von der äußeren Form des Gehirns noch erwähnenswert, daß durch die Verbildung der Schädelgruben Stirn- und Schläfelappen weit auseinander gedrängt werden. Dadurch wird die Sylvische Furche verkürzt. Das steile seitwärts gerichtete Ansteigen der vorderen Schädelgruben bewirkt ein scheinbares Fehlen der orbitalen Stirnwindungen, die seitwärts zu liegen kommen. Nur der Gyrus rectus kommt normal zu liegen. Entsprechend der starken Ausbildung der Impressiones digitatae finden sich erhebliche Niveaudifferenzen und Unregelmäßigkeiten im Windungsbau.

Auch bei der Untersuchung der knöchernen Schädelkapsel von innen lassen sich Nähte nicht erkennen und die einzelnen Knochen können nur lagemäßig differenziert werden. Normal ausgebildet ist nur die Synchronodosis spheooccipitalis. An der dem Knochendefekt korrespondierenden Stelle rechts ist die Calvaria bis zur Dehiszenz verdünnt.

Das Verhalten der vorderen und mittleren Schädelgrube ist bemerkenswert. Die vordere Schädelgrube zieht in einem etwa 45°-Winkel seitlich nach oben. Die mittlere Schädelgrube ist vorwiegend dadurch gekennzeichnet, daß sie weit nach vorn, unten und lateral ausladet. Nach vorn und unten geschieht die Ausdehnung vor allem auf Kosten der Orbita, die in sagittaler Richtung verkürzt wird. Der kleine Keilbeinflügel, der normalerweise die Grenze zwischen den Schädelgruben bildet, zieht hier als breites, dünnes Band in einem oral konvexen Bogen nach hinten oben.

Während die zuführenden Arterien des Schädels keine wesentlichen Abweichungen aufweisen, finden wir am venösen Abflußsystem pathologische Veränderungen, und zwar vorwiegend auf der linken Seite. Es fehlt hier der Sinus sigmoideus. Der Sinus transversus, petrosus inferior und durch ihn der Sinus cavernosus entleeren sich durch ein erweitertes Venensystem des Emmissarium mastoideum. Aber auch in der Gegend der Protuberantia externa treten vier stark erweiterte Venen aus, die Sinus- und Diploeblut mit Venen der Kopfschwarte in Verbindung setzen. Daraus läßt sich schließen, daß der Abfluß auch über den rechten Sinus sigmoideus zumindestens temporär erschwert gewesen sein muß.

Wenn wir zusammenfassend die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung betrachten, so müssen wir einige Einzelheiten in den Vordergrund stellen, weil sich daraus gewisse Schlüsse hin-

sichtlich der Formalgenese einzelner Störungen ableiten lassen können. Wichtig erscheint vor allem das Fehlen sämtlicher Nähte zwischen den bindegewebig präformierten Knochen der Schädelkapsel, die Zeichen eines vermehrten Hirndruckes, das Vorliegen eines Hirnbruches, der beträchtliche Hydrocephalus internus, die Geräumigkeit der basalen Cysternen bei sonst sehr gedrängten Verhältnissen im Schädelbinnenraum, die Frontoparietopetalität einzelner Hirnteile und schließlich die Störung des venösen Abflusses dadurch, daß linksseitig der Sinus sigmoides fehlt.

Da die D. c. f. und die Turricephalie *sui generis* sehr verwandt sind, so liegt es nahe die vorherrschenden Ansichten, die über die Formalgenese dieser Mißbildung bestehen, vergleichsweise heranzuziehen. Bei der Turricephalie findet man meist die Kranznaht vorzeitig synostotisiert und von den meisten Autoren wird dieser Umstand als Entstehungsursache angesehen. Nach Virchow wird durch die prämatüre Synostose das Wachstum des Knochens in der Richtung senkrecht zur Naht gehemmt. In der Folge können sich Stirn- und Scheitelbein nur in der Richtung der Kranznaht entwickeln und der Schädel bleibt kurz und erhält die turricephale Verbildung. Der Verfasser selbst hat einen Fall von Akrocephalosyndaktylie anatomisch untersucht und dabei festgestellt, daß bei diesem Fall, bei dem ebenfalls die Kranznaht fehlte, die Ausstrahlungszentren der Knochenbälkchen von Stirn- und Scheitelbein in der Gegend der Sutura coronaria so nahe beieinanderliegen, daß eine Trennung nicht mehr möglich erscheint. Es wurde daraus der Schluß gezogen, daß entweder die Knochenentwicklungszentren schon frühzeitig embryonal verschmolzen sind oder aber im vorneherein nur eine einzige frontoparietale Konglomeratanlage vorgelegen hatte. Es wurde angenommen, daß auch durch diesen Umstand das Wachstum des Knochens in sagittaler Richtung erschwert gewesen sein muß. Von Guenther wird die prämatüre Synostose als alleinige Ursache abgelehnt. Er sieht die Hauptursache in einer Hypoplasie der Schädelbasis und glaubt, daß der Schädel ausgleichend ein vermehrtes Höhenwachstum aufweist. Die Nahtsynostosen seien sekundär und die Folge einer anormalen Blutversorgung. Es kann hier nicht beurteilt werden, wieweit diesem Moment sonst eine ursächliche Bedeutung zukommt. Da weder dieser Fall, noch früher bearbeitete eine besondere Verkürzung der Schädelbasis aufwiesen, ist anzunehmen, daß die gestörte Entwicklung hier

andere verursacht sein muß. Es kann nicht entschieden werden worauf das Fehlen sämtlicher Nähte bei unserem Fall zurückzuführen ist, noch dazu konnten infolge der hochgradigen Druckerscheinungen Knochenbälkchen röntgenologisch nicht nachgewiesen werden. Wahrscheinlich waren auch hier die Knochenentwicklungszentren primär gestört. Wie die Verhältnisse auch ursprünglich gelegen sein mögen, so dürfte doch außer Zweifel stehen, daß Deformierung des Schädels und Fehlen der Nähte in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Diese Annahme herrscht auch allgemein in der Literatur vor und es sei noch darauf hingewiesen, daß dieses Fehlen der Nähte bei der D. c. f. mehrfach nachgewiesen wurde. Durch ein Mißverhältnis zwischen wachsendem Gehirn und seiner Kapsel kommt es zu folgeschweren Druckerscheinungen im Schädelinnenraum. Das Gehirn schafft sich Raum in der Richtung des geringsten Widerstandes. Durch das Vordringen des Temporallappens wird die Orbita in sagittaler Richtung beträchtlich verkürzt. Hauptsächlich erfolgt hier aber der Druck in frontoparietaler Richtung. Die druckbedingten Veränderungen sind so erheblich, daß der Knochen stellenweise usuriert und schließlich ein Hirnbruch entsteht. Die Folgen dieses Hirnbruches sind einerseits die Krampfanfälle und durch die Lokalisation andererseits paretische Erscheinungen der kontralateralen Seite. Durch die besonders gearteten Druckverhältnisse wird nicht nur der Schädel sondern auch das Gehirn in bestimmter Weise deformiert. Man kann in diesem Zusammenhang direkt von einer Kyphose der Hemisphärenachsen sprechen. Diese Kyphose bewirkt nun — was sehr beachtenswert erscheint — nicht nur einen Druck in frontoparietaler Richtung, sondern übt auch einen erheblichen Zug aus, der besonders in der Gegend des Mittelpunktes der Sehne wirksam sein wird, über der sich die Hemisphärenachse kyphotisch krümmt. Dort liegt das Diencephalon. Man kann so verstehen, daß entgegen der sonst beengten Verhältnisse die basalen Cysten eine Erweiterung erfahren. Durch das Hochziehen des Diencephalon werden jene Hirnteile, die sich zwischen ihm und der Schädelbasis erstrecken, gedehnt. Am ehesten wird sich dies am empfindlichen Sehnerven auswirken, der dadurch nicht nur gezerrt, sondern auch geknickt wird. Man kann nicht fehlgehen zu behaupten, daß dies die Hauptursache für die Atrophie des Sehnerven in diesem Fall darstellt.

In der Literatur werden immer wieder Theorien über die Genese der Optikusatrophie bei den Craniostenosen gebracht und Leri betont, daß die Beziehung zwischen Schädelmißbildung und Sehstörung noch unbekannter als die Pathogenese der eigentlichen Schädeldeformation ist. Es kann hier auf die divergenten Anschauungen der Autoren im einzelnen nicht eingegangen werden. Vorwiegend sind es die abnormen Druckverhältnisse, Einklemmung oder Knickung im Kanal, Infektionen, gestörte Ernährungsverhältnisse, die immer wieder als vermutliche Ursache angeführt werden. Der Autor glaubt nicht, daß im vorliegenden Fall außer vielleicht einer zusätzlichen Schädigung durch Ernährungsstörungen infolge der venösen Stauung, die angeführten Vermutungsursachen maßgeblich waren. Greig, der als erster auf eine Aufwärtsbiegung des Sehnerven infolge abnormer Lagerung des Gehirnes hinwies, nimmt an, daß dem eine ursächliche Bedeutung zukommt. Diese Anschauung geriet später anscheinend wieder in Vergessenheit. Es sei noch erwähnt, daß der Verfasser bei weiteren Fällen von Turricephalie dieselben topographischen Verhältnisse im Bereich des Diencephalon vorfand.

Eine weitere wichtige Tatsache ist die Störung des venösen Abflusses infolge des Fehlens des linken Sinus sigmoideus. Es ist dies bekannt und unter anderen weist auch Guenther auf eine Verkleinerung der basalen Foramina infolge Hypoplasie der Schädelbasis hin. Der Verfasser glaubt, daß die venöse Stauung sich besonders im Einstromungsgebiet der Vena magna Galeni bemerkbar macht und den hochgradigen Hydrocephalus mitbedingt.

Es scheint dem Verfasser besonders wichtig darauf hinzuweisen, daß es hier im Gefolge von primären hochgradigen Entwicklungsstörungen am Schädelknochen zu folgenschweren Schädigungen am nervösen Zentralorgan kam, die zu schweren neurologischen und psychischen Ausfällen führten. Es ist dies, wie Hallervorden feststellt, sicher eine große Ausnahme, die anscheinend nur bei der D. c. f. überhaupt in Betracht kommt. Der bei unserem Fall vorliegende Schwachsinn ist einerseits sicher als Folge einer Krampfschädigung der Hirnrinde im Sinne von Scholz anzusehen, andererseits könnte sich die venöse Stauung auch zusätzlich schädigend auf das nervöse Parenchym der Rinde auswirken.

Zuletzt soll noch des weiten Augenabstandes Erwähnung getan werden. Greig bezeichnete unter dem Namen Hypertelorismus

eine Schädeldysostose *sui generis*, deren hauptsächlichste Merkmale in einem weiten Abstand der Bulbi zu finden sind. Wenn nur letzteres in Betracht gezogen wird, so kann man auch bei vielen Fällen von D. c. f. von einem Hypertelorismus sprechen. Greig und Reuben machten eine Verbildung des kleinen Keilbeinflügels für die Formagenese dieser Mißbildung verantwortlich. Wir meinen, daß der überweite Augenabstand hier durch die abnormen Druckverhältnisse zustande kommt. Die Schrägstellung des Orbitadaches, das gleichzeitig auch einen Teil der medialen Wand bildet, bewirkt eine Auseinanderdrängung der Bulbi. Außerdem ist der Abstand der Laminae papyraceae ungewöhnlich weit. Wenn man den Hypertelorismus, wie es heute häufig geschieht, nur als Symptom sieht, so ist es durchaus möglich, daß er formalgenetisch verschiedene Ursachen haben kann.

Zusammenfassung

Bei einem Fall von Dysostosis craniofacialis wurden morphologische Untersuchungen vorgenommen. Durch die frühzeitige Verknöcherung der Schädelnähte, die eventuell mit einer primären Mißbildung der Knochenentwicklungszentren erklärt werden können, sowie durch abnorme Verhältnisse im Bereiche des venösen Abflusssystems sind formalgenetisch eine Reihe von Symptomen und Ausfallserscheinungen des zentralen Nervensystems bedingt. Am wichtigsten erscheint der Umstand, daß durch eine frontoparietalwärts gerichtete Verkrümmung der Hemisphärenachsen ein Zug auf den Sehnerven ausgeübt wird, wodurch seine Atrophie bedingt erscheint.

Literatur

Bauer, K. H. und W. Bode: Erbpathologie der Stützgewebe beim Menschen. Hdb. der Erbbiologie des Menschen, Bd. I, S. 130, J. Springer, Berlin 1940. — Benda, C. E.: Developmental Disorders of Mentation a. Cerebral Palsies S. 86—94, Crune & Stratton, New York 1952. — Groß, H.: Zur Morphologie des Schädels bei der Akrocephalosyndaktylie. Morph. Jb. 92 (1952) Heft 3, 350. — Greig, D. M.: Oxycephalie, Edinburgh. Medic. J. 33 (1926) 301. — Guenther, H.: Der Turmschädel als Konstitutionsanomalie und als klinisches Symptom. Erg. inn. Med. 40 (1931) 40. — Haase, L.: Über das Syndrom der Akrocephalosyndaktylie. Veröffentlichungen aus d. Konstitutions- u. Wehrpathologie. Heft 51, Gustav Fischer, Jena 1942. — Hallervorden, J.: Entwicklungsstörungen u. frühkindliche Erkrankungen d. Zentralnervensystems: Hdb. d. inneren Md. Bd. VI/3, S. 917, 1953, Springer-Verlag.

Das Rectussystem beim Kaninchen

Von

Thydsen Meinertz

Mit 5 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 14. Juli 1954)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	126
Der kaudale Teil des Rectussystems	127
Der M. rectus abdominis	127
Der kraniale Teil des Rectussystems	128
M. sternohyoideus	130
M. sternothyreoideus	134
Der M. thyreohyoideus	135
Der M. geniohyoideus. Krause, Gerhard	136
Die Schlußfolgerung	137
Zusammenfassung	139
Literatur	139

Einleitung

Bei den Tetrapoden ist das ventrale Rectussystem, in großen Zügen genommen, in einen kaudalen und einen kranialen Teil gegliedert. Der kaudale Teil reicht von der Pubissymphyse bis zum Manubrium sterni, der kraniale Teil, die hypobranchialen Muskeln, verlaufen zwischen dem Manubrium und der Unterkiefersymphyse.

Der kaudale Teil des Rectussystems

Der kaudale Teil des Rectussystems beim Kaninchen besteht aus dem *M. rectus abdominis*, der nur in geringem Grad von den Pectoralmuskeln verdrängt wird. Diese sehr schwache Reduktion zeigt sich nur darin, daß der Thoracalteil des Muskels etwas schwächer und zarter ist als der Abdominalteil.

Der *M. rectus abdominis*

Der *M. rectus abdominis* erstreckt sich beim Kaninchen von der Pubissymphyse bis ganz an den 1. Rippenknorpel. In der Ventromedianlinie, der *Linea alba*, stößt er mit dem Muskel der anderen Seite zusammen. Er entspringt vorne am 1. Rippenknorpel mit einer flachen Sehne; außerdem ist er namentlich vorne mit kleinen Sehnensträngen an dem *Corpus sterni* und den Rippenknorpeln befestigt. Die Befestigung liegt kranial und nahe der Medianlinie am *Os pubis*. Der *M. rectus abdominis* ist ein langer, schmaler und an beiden Enden zugespitzter Muskel mit längslaufenden Muskelfasern. Während die Muskeln an der Bauchwand beiderseitig dicht aneinanderliegen, weichen sie am Brustkasten etwas voneinander, vermutlich verdrängt von der kräftigen Pectoralmuskulatur, die um die Medianlinie am Sternum entspringt. Die Muskelfasern am *M. rectus abdominis* werden von querlaufenden Sehnen, den *Inscriptiones tendineae*, unterbrochen. Von diesen können bis zu 8 vorkommen, gewöhnlich verteilt mit 6 in der Bauchregion und 2 in der Brustregion. Die vordere *Inscription* kann bisweilen von Sehnenfasern aus dem vorderen sehnigen Ursprungsteil verdeckt sein. Bei einer Anzahl von anderen Tierformen hat der *M. rectus abdominis* dieselbe Ausdehnung wie beim Kaninchen. Beispielsweise kann hier der Hund, die Katze und *Mus decumanus* genannt werden; beim Pferd erstreckt sich der Muskel hingegen nur bis zum 4. Rippenknorpel.

Das Verhältnis zur übrigen Bauchmuskulatur soll hier nur ganz kurz berührt werden. Die übrigen Bauchmuskeln bilden die Rectusscheide, die in der Bauchregion den *M. rectus abdominis* umgibt. Das ventrale Blatt der Rectusscheide wird teils vom *M. obliquus abdominis ext.* und seiner Sehnenplatte, und zwar in der ganzen Ausdehnung des Muskels, und teils von der Sehnenplatte des *M. obliquus abdominis int.* gebildet. Doch hat die Sehnenplatte dieses letzteren Muskels im vorderen Teil einen dorsalen Verlauf

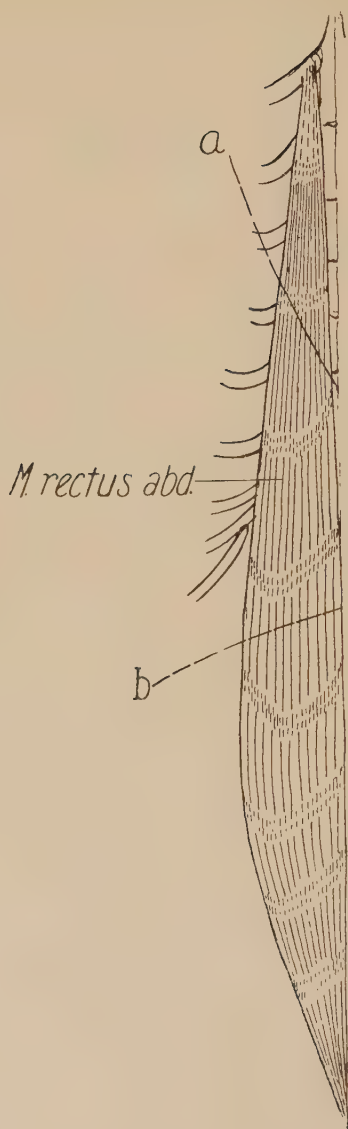


Abb. 1.

Der Rectus abdominis beim Kaninchen, rechte Seite. *a* = der kraniale Rand des M. obliquus abdominis externus; *b* = der kraniale Rand jenes Blattes der Rectusscheide, das vom M. obliquus abdominis internus ausgeht

im Verhältnis zum M. rectus abdominis, wobei es sich nur um die von der 11. und 12. Rippe ausgehenden Muskelfasern handelt.

Der kraniale Teil des Rectussystems

Der kraniale Teil des Rectussystems erstreckt sich vom Manubrium sterni bis an die Unterkiefersymphyse. Dieser Teil der ven-

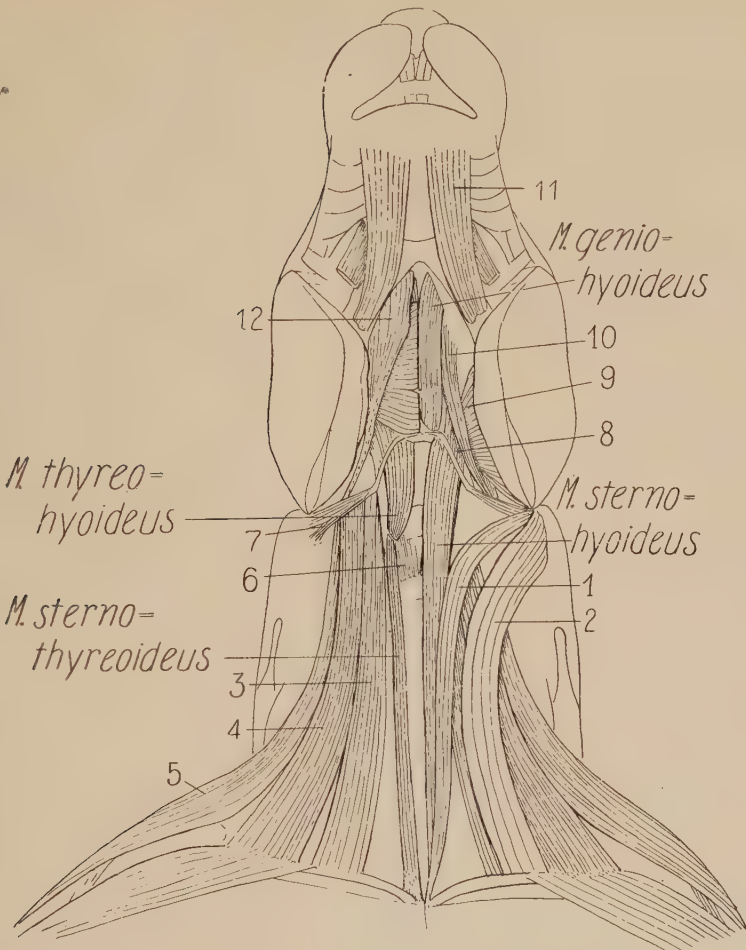


Abb. 2. Kaninchen R, die ventrale Halsmuskulatur zeigend. Der M. sternomastoideus und der M. cleidomastoideus sind auf der rechten Seite entfernt und auf der linken Seite ist der M. mylohyoideus entfernt. 1 = M. sternomastoideus; 2 = M. cleidomastoideus; 3 = der mediale Teil des M. basiohumeralis; 4 = der laterale Teil desselben Muskels; 5 = M. levator scapulae major; 6 = M. cricothyroideus; 7 = M. stylohyoideus major; 8 = M. hyoglossus; 9 = M. pterygoideus int.; 10 = M. styloglossus; 11 = M. mandibulo-labialis; 12 = M. digastricus

tralen Rectusmuskulatur hat sich in mehrere selbständige Muskelindividuen differenziert. Hierher gehören:

1. M. sternohyoideus
 2. M. sternothyroideus
 3. M. thyrohyoideus
 4. M. geniohyoideus
- Derivate vom M. geniohyoideus

Die Verbindung mit dem kaudalen Teil des Rectussystems ist unterbrochen; während aber beim Menschen der kaudale Teil vom kranialen Teil durch einen Zwischenraum getrennt wird, der sich vom Manubrium sterni bis zum Processus xiphoideus erstreckt, sind diese beiden Teile beim Kaninchen nur in der Weise voneinander getrennt, daß der kraniale Teil von der dorsalen Fläche des Manubrium und der 1. und 2. Rippe, der kaudale Teil von der ventralen Fläche desselben und der 1. Rippe ausgeht. Die beiden Teile decken also einander zwischen den beiden ersten Rippen.

M. sternohyoideus

Ursprung: Der M. sternohyoideus entspringt zugleich mit dem M. sternothyreoideus: 1. an der dorsalen Fläche des Manubrium sterni, 2. an einem kleineren, angrenzenden Teil der 1. Sternebrae, sowie 3. auf dem medialen, dorsalen Teil der beiden vorderen Paare der Rippenknorpel.

Anheftung: Auf dem vordersten Teil der medialen Fläche des großen Zungenbeinhorns sowie auf einem kleineren Stück der kaudalen Fläche auf dem anstoßenden Teil des Körpers des Zungenbeins.

Der M. sternohyoideus ist ein langer, bandförmiger Muskel mit parallelen Fasern. Er ist in der Mitte ca. 8 mm breit und er hält, mit Ausnahme des Stückes auf das Manubrium zu, wo er etwas schmaler wird, beiläufig die gleiche Breite in seiner ganzen Ausdehnung (Abb. 2). Von der Ventralseite gesehen deckt er fast den ganzen M. sternothyreoideus sowie den ventro-medialen Teil des M. thyreohyoideus; hin und wieder kann er jedoch so breit sein, daß er diese beiden, innerhalb gelegenen Muskeln vollständig deckt, wobei er in einem solchen Fall auf der lateralen Seite der Luftröhre höher hinaufgeht: sein dorso-lateraler Rand ist kaudal vom M. sternomastoideus verdeckt. Er verläuft entlang und dicht angelegt an der ventralen Seite der Luftröhre und stößt im größten Teil seines Verlaufes mit dem korrespondierenden Muskel von der kontralateralen Seite zusammen. Erst vor dem Schildknorpel weichen die beiden Muskeln, die von einer gemeinsamen Bindehaut umhüllt sind, voneinander und bilden eine spitzwinkelige Spalte unter ihrem weiteren Verlauf nach dem Zungenbein. In der Regel findet sich in dem Teil der beiden Muskeln, der zu-

nächst dem Brustbein liegt, eine schmale, mit Fettgewebe gefüllte Spalte.

Seine Befestigung am Zungenbein und dessen großem Horn ist nicht stark variiert. Die Anheftung auf dem Zungenbeinhorn nimmt $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{5}$ seiner Länge ein und sie kann bis zu $\frac{1}{4}$ auf der kaudalen Fläche des Zungenbeins hineinreichen.

Hinsichtlich des Ursprungs kompliziert sich das Verhältnis insofern als beide Mm. sternohyoidei eng miteinander und mit den beiden Mm. sternothyreoidei verbunden sind, und es dadurch schwierig wird festzustellen, wieviel dem einzelnen Muskel angehört (Abb. 3 und 4). Der Ursprung an den Knochen besteht gewöhnlich aus zwei Portionen auf jeder Seite. Der vordere Teil des Ursprungs liegt medial auf der dorsalen Fläche des 1. Rippenknorpels, sowie dorsal und lateral auf dem anstoßenden Teil des Manubrium. Der hintere Teil des Ursprungs liegt auf der kaudalen Hälfte der dorsalen Fläche des Manubrium und auf dem kleineren Teil des 2. Rippenknorpels, und nimmt bis zu $\frac{1}{3}$ der 1. Sternebrae ein. Gewöhnlich reicht der Ursprung aber nicht so weit zurück, daß er über den kaudalen Rand des Manubrium hinausreicht. In der Medianlinie gehen die beiderseitigen Muskelportionen in diesem Teil ohne deutliche Grenze ineinander über.

Die Verschmelzung der 2 (4) Muskeln geht am kranialen Ende des Manubrium sterni vor sich, eventuell bis zu $\frac{1}{2}$ cm vor demselben. Von den vielen Variationen sollen hier nur zwei Beispiele hervorgehoben werden.

1. Beispiel (Abb. 4): ca. $\frac{1}{2}$ cm vor dem Manubrium stoßen Mm. sternohyoidei und Mm. sternothyreoidei zusammen; an dieser Stelle werden alle ihre Muskelfasern von einem schräggestellten, sehr kurzen Sehnenblatt (*Inscriptio tendinea*) unterbrochen. Dieses Sehnenblatt ist beiden Muskeln gemeinsam und nicht eine der Muskelfasern von den vier Muskeln geht über sie hinweg. Auf der linken Seite ist der mediale Teil des Sehnenblattes ungefähr $\frac{1}{2}$ cm lang, der laterale Teil zeigt sich nur als ein Querstreifen; der M. sternohyoideus ist nur dem medialen Teil des Sehnenblattes angeheftet; der M. sternothyreoideus hingegen nimmt mit seiner Anheftung die ganze Breite des Sehnenblattes ein; an der rechten Seite sind beide Muskeln gleich breit an ihrer Anheftung am Sehnenblatt. Die Portionen zwischen Ursprung und Sehnenblatt sind nicht scharf abgegrenzt; doch verhält es sich so, daß die vom kaudalen Ursprung ausgehende Portion bei ihrem Ver-

lauf nach vorne dorsal zu jener Portion liegt, die vom vorderen Ursprung ausgeht. Diese Schichtenteilung könnte darauf hinweisen, daß die dorsal liegende Portion dem *M. sternothyreoideus* und die ventral liegende dem *M. sternohyoideus* angehört. —

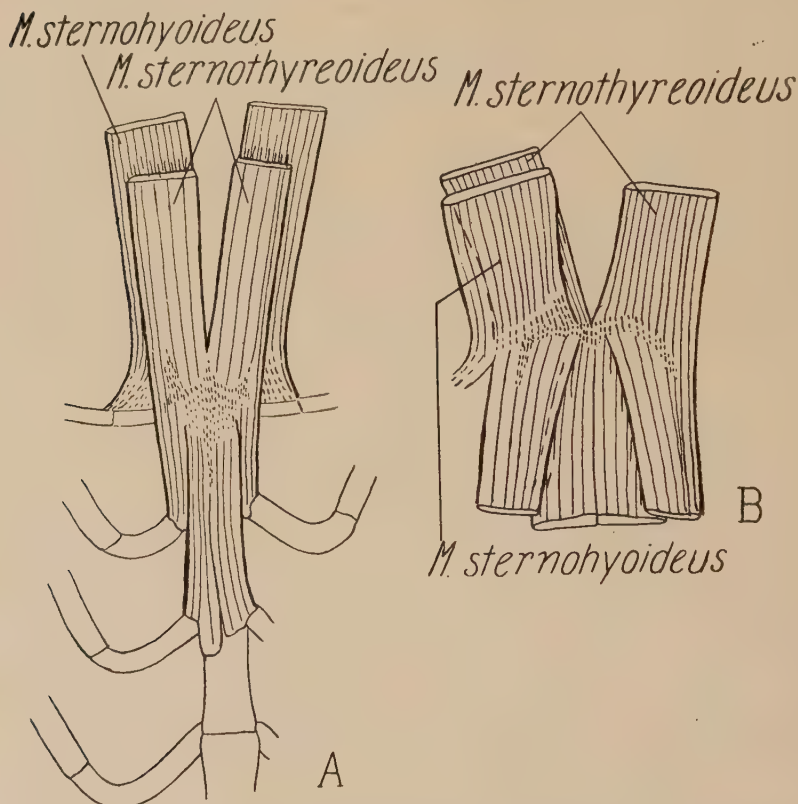


Abb. 3. Kaninchen S. A = *M. sternohyoideus* und *M. sternothyreoideus* in Dorsalansicht. Die Inscription liegt auf der Höhe des Manubrium; B = dieselben Muskeln in Ventralansicht nachdem Sternum und Rippen entfernt sind. Der linke *M. sternohyoideus*, kranial zur Inscription entfernt. Die punktierte Linie bezeichnet die laterale Grenze des *M. sternothyreoideus*

2. Beispiel (Abb. 3): Das Sehnenblatt und die Vereinigungsstelle der beiderseitigen Muskeln liegt auf der Höhe der Spitze des Manubrium. Die lateralen Muskelfasern des *M. sternohyoideus* gehen mit einem Band oder einer Fascie vom knöchigen medialen Ende der Clavicula aus. Die medialen Muskelfasern gehen nicht direkt vom Sehnenblatt (*Inscriptio tendinea*) aus, sondern von der erwähnten Fascie, die medial ziemlich kurz ist und vom Sehnen-

blatt ausgeht. Die lateralen Fasern im *M. sternothyreoideus* werden nicht vom Sehnenblatt unterbrochen, sondern gehen direkt zum Ursprung am 1. Rippenknorpel. Der Ursprung am Sternum und an den Rippenknorpeln ist ungefähr wie bei dem vorhergehenden Beispiel, doch geht der Ursprung nicht so weit am

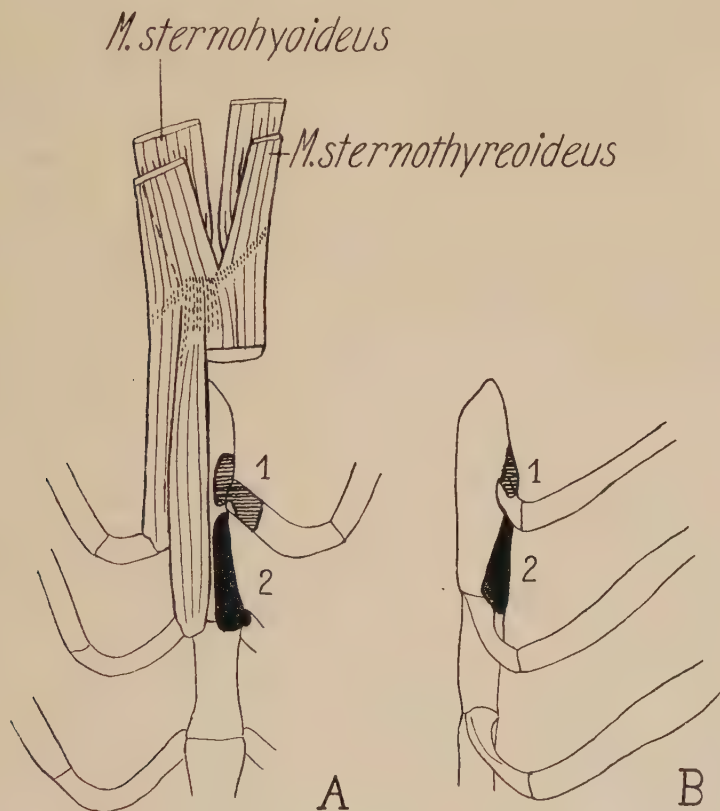


Abb. 4. Kaninchen R. A = *M. sternohyoideus* und *M. sternothyreoideus* in Dorsalansicht. Die Inscription liegt etwa 1 cm vor dem Manubrium. 1 = vorderes Ursprungsfeld; 2 = hinteres Ursprungsfeld; B = vorderes (1) und hinteres (2) Ursprungsfeld in Seitenansicht. Die punktierte Linie an der linken Seite bezeichnet den lateralen Rand des *M. sternohyoideus*

1. Rippenknorpel vor, sondern etwas weiter auf die Sternebrae ein. In diesem Fall entspringen also Fasern vom *M. sternothyreoideus* am 1. Rippenknorpel und dem anstoßenden Teil des Manubrium. In einem einzigen Fall habe ich zwei Inscriptiones tendineae gefunden, die eine von ihnen gerade vor der Spitze des Manubrium und die andere ungefähr 1 cm mehr kranial.

Setzt man diese eingehenden Untersuchungen bei mehreren Individuen fort, so ergeben sich ständig neue Abweichungen, die jedoch keine größere prinzipielle Bedeutung haben. Das besprochene Sehnenblatt muß als *Inscriptio tendinea* aufgefaßt werden, ähnlich den Verhältnissen im *M. rectus abdominis*; die beiden Muskeln, der *M. sternohyoideus* und der *M. sternothyreoideus*, sind von gemeinsamem, genetischem Ursprung und stark differenziert vor, jedoch nicht hinter der Inscriptio.

M. sternothyreoideus

Ursprung: Der *M. sternothyreoideus* entspringt zusammen mit dem *M. sternohyoideus* auf der dorsalen Seite des Sternum; vgl. Näheres unter *M. sternohyoideus*.

Anheftung: Mit einer länglichen, schwach gebogenen Insertion an der lateralen Fläche der *Cartilago thyroidea*, kaudal zum Ursprung des *M. thyreohyoideus* (Abb. 5).

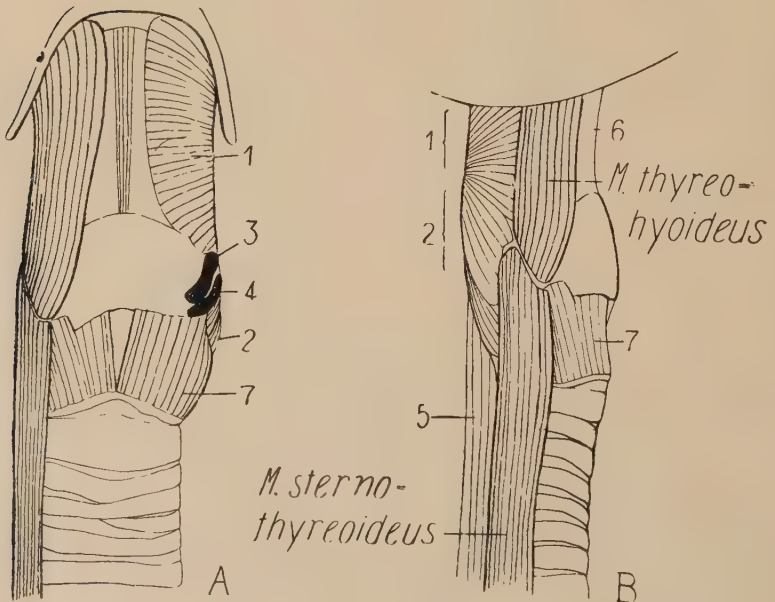


Abb. 5. Kaninchen R. Der kraniale Teil der Luftröhre. A = in Ventralansicht; B = von der rechten Seite; 1 = *M. constrictor pharyngis medius*; 2 = *M. constrictor phar. inferior*; 3 = Ursprung des *M. thyreohyoideus*; 4 = Anheftung des *M. sternothyreoideus*; 5 = Speiseröhre; 6 = Membrana thyreohyoidea; 7 = *M. cricothyreoideus*

Der *M. sternothyreoideus* ist, wie bereits früher erwähnt, in seinem Ursprung sehr fest mit dem *M. sternohyoideus* verknüpft. Wie jener ist er ein langer, schmaler, bandförmiger Muskel mit ungefähr parallelen Muskelfasern. In der Nähe des Manubrium ist er ungefähr 7 mm breit; gegen die Anheftung (Abb. 5) hin wird er gewöhnlich eine Kleinigkeit schmaler. Hier setzt er sich scheinbar in dem ebenso breiten *M. thyreohyoideus* fort; die beiden Muskeln sind jedoch durch eine schmale Raphe getrennt. Hin und wieder erfährt man, daß einige Fasern vom *M. thyreohyoideus* ein kleines Stück längs der ventralen Kante des *M. sternothyreoideus* hin laufen, ohne daß jedoch von einer muskulären Verbindung zwischen den beiden Muskeln die Rede wird, weil in diesem Fall die Raphe in kaudaler Richtung abbiegt, den beiden Muskeln folgend. Der *M. sternothyreoideus* liegt an der Seitenfläche der Luftröhre, in der Regel ganz vom *M. sternohyoideus* verdeckt; nach dem Sternum zu rückt er jedoch auf die ventrale Fläche der Luftröhre hinüber, wo er mit dem Muskel von der Gegenseite zusammenstößt.

Der *M. thyreohyoideus*

Ursprung: Auf der lateralen Seite des Schildknorpels dicht an der Insertion des *M. sternothyreoideus* und kranial zu derselben.

Anheftung: Lateral auf der kaudalen Fläche des Zungenbeinkörpers, sowie auf der medialen Hälfte der dorsalen Fläche des großen Horns, dorsal zur Anheftung des *M. sternohyoideus*.

Der *M. thyreohyoideus* besteht aus einem flachen, zarten, etwa 5 mm breiten Muskelband mit longitudinal verlaufenden, parallelen Fasern (Abb. 5). Er bildet eine Fortsetzung des *M. sternothyreoideus* und liegt an den vordersten Teil der Luftröhre heran. Beide Muskeln werden beinahe gänzlich vom *M. sternohyoideus* verdeckt, und nur wenn dieser verhältnismäßig schmal ist, wird der dorso-laterale Teil des *M. thyreohyoideus* unter Betrachtung von der Lateralseite sichtbar. Dieser Muskel ist namentlich gegen das Zungenbein sehr fest mit der tieferliegenden Muskulatur (*M. constrictor pharyngis medius*) verbunden.

Der *M. geniohyoideus*. Krause, Gerhard

Ursprung: Die Unterkiefersymphyse, kranial am Boden der Fossa incisiva.

Anheftung: Die ventrale Fläche des Zungenbeinkörpers.

Der *M. geniohyoideus* hat in einzelnen Fällen einen vorwiegend fleischigen Ursprung. Dann entspringt er auf der kaudalen Fläche der Unterkiefersymphyse, kranio-medial zur Digastricusanheftung. Im allgemeinen aber finden sich zwei Ursprungssehnen vor, von welchen die laterale ihre Fortsetzung im dorso-lateralen Teil des Muskels, die mediale im ventro-medialen Teil desselben findet. Beide Sehnen entspringen von der Unterkiefersymphyse am Grund der Fossa incisiva; die laterale Sehne ist flach und verläuft lateral zum *M. genioglossus*; die mediale ist eher rundlich und teilweise mit der korrespondierenden Sehne von der Gegenseite verschmolzen, sie verläuft medial zum *M. genioglossus*. Das Ursprungsgebiet dieses letzteren Muskels wird demnach von den zwei Ursprungssehnen des *M. geniohyoideus* umschlossen.

Die Muskelfasern des *M. geniohyoideus* verlaufen ungefähr parallel vom Ursprung bis zur Anheftung, und der Muskel ist, von der Ventralseite gesehen, lang und bandförmig; hinten ist er deutlich dicker als vorne. Das hintere Drittel oder Viertel des Muskels ist von der vorderen Portion durch eine quer- oder etwas schräggestellte Raphe getrennt, die den Muskel bisweilen, aber nicht immer durchschneidet. Diese Raphe tritt sehr deutlich hervor und ist verhältnismäßig breit (Inscription) und zeigt eine ziemliche Ähnlichkeit mit dem kurzen Sehnenblatt beim *M. sternohyoideus* und *M. sternothyreoideus*.

Der *M. geniohyoideus* wird, von der Ventralseite gesehen, fast ganz vom *M. mylohyoideus* (Abb. 2) bedeckt; nur sein orales Ende kommt an der Vorderkante des letzteren Muskels zum Vorschein; er selbst überlagert den vorderen Ursprungsteil des *M. hyoglossus* sowie einen Teil des *M. genioglossus*. Oral ist der Muskel, wie bereits erwähnt, zarter als hinten, der allervorderste Teil ist gleichzeitig zusammengedrückt, was seinen Grund in dem geringen Raum in und gegen die Fossa incisiva hat. Die Derivate des *M. geniohyoideus*, die am Aufbau der Zunge teilhaben, sind in Verbindung mit einer speziellen Untersuchung über das ventrale Rectusssystem nicht von Interesse und werden daher in dieser Arbeit übergangen.

Die Schlußfolgerung

Es ist wohlbekannt, daß der ventrale Teil der hypaxonischen Körpermuskulatur bei den Fischen longitudinal verlaufende Muskelfasern hat und sich durch die ganze Körperregion bis zur Unterkiefersymphyse erstreckt, nur teilweise vom Schultergürtel und dem Hyoidbogen unterbrochen. Die Differenzierung ist gering, indem dieses ventrale Rectussystem von den schräg verlaufenden Muskelfasern in der Seitenwand des Körpers nicht getrennt wird. Ein selbständiges, wohlabgegrenztes Rectussystem bildet sich erst bei den Tetrapoden aus. Urodela weist ein schwach differenziertes Rectussystem auf, das seine ursprüngliche Segmentierung bewahrt hat. Die bereits bei den Fischen begonnene Differenzierung wird im kranialen Teil des Rectussystems weiterentwickelt und setzt sich bei den Kriechtieren fort. Für das ganze Rectussystem gilt aber, daß eine Anzahl von primitiven Zügen erhalten bleiben, unter welchen die Segmentierung diejenige ist, die am meisten in die Augen fällt. Sie zeigt sich entweder an den Myosepten oder an den Rippen.

Bei den Säugetieren verschwindet auch diese regelmäßige Segmentierung. Doch bleiben Spuren der ursprünglichen Segmentierung in Form von einer wechselnden Anzahl von *Inscriptiones tendineae* erhalten. Die Anzahl dieser *Inscriptiones* kann nicht nur verschieden bei verschiedenen Arten, sondern auch bei verschiedenen Individuen der gleichen Art sein. Ihr Vorkommen im *M. rectus abdominis* ist allgemein bekannt.

Beim Kaninchen finden sich, wie bereits erwähnt, bis zu acht *Insertiones tendineae* im *M. rectus abdominis* vor. Bei den im Ursprung zusammengewachsenen *Mm. sternohyoidei* und *Mm. sternothyreoidei* findet sich eine gemeinsame *Inscription*, und auch im vordersten Teil des Rectussystems, dem *M. geniohyoideus*, tritt eine *Raphe* oder *Inscription* auf. Das heißt also, daß man bei einer Betrachtung des Rectussystems beim Kaninchen unter einem, Spuren der einstigen Segmentierung von der *Fossa incisiva* bis zur *Pubissymphyse* konstatieren kann. Dies gilt nicht nur für einzelne Individuen, sondern für sämtliche 21 untersuchte Exemplare.

Betrachtet man das Rectussystem des Kaninchens von einem rein morphologischen Standpunkt aus, so findet man, daß die gesamte Muskelmasse unter einem genommen sich sozusagen kon-

tinuierlich vom Kinn bis zur Pubissymphyse erstreckt. An keinem Punkt dieser Strecke fehlt es an Rectusmuskulatur. So erstreckt sich der *M. rectus abdominis* von der Symphyse an den 1. Rippenknorpel und die Mitte des *Manubrium sterni*, und der *M. sternohyoideus* und *M. sternothyreoideus* und die Fortsetzung des letzteren, der *M. thyreohyoideus*, erstreckt sich vom 2. Rippenknorpel und 1. Sternebrae bis zum Zungenbogen. Am *Manubrium sterni* besteht allerdings eine Trennung, insofern dieser Knochen ventral zum *M. sternohyoideus*, aber dorsal zum *M. rectus abdominis* liegt. Der vorderste Teil des Systems vom *M. geniohyoideus* füllt die Strecke zwischen Zungenbein und der Unterkiefersymphyse aus.

Daß der *M. sternohyoideus* und der *M. sternothyreoideus* dorsal am *Manubrium* entspringen, erklärt sich vermutlich damit, daß sie von der Ventralseite durch die kräftige Pectoralsomuskulatur verdrängt worden sind. Es läßt sich auch vermuten, daß die Muskulatur vom *Manubrium* zum Zungenbogen primär aus einem einfachen, einzelnen Muskelband bestanden hat zu beiden Seiten der Medianlinie. Die vorspringende *Cartilago thyreoidea* dürfte hier einen Druck auf das Muskelband ausgeübt haben mit dem Ergebnis, daß die dorsalen Fasern des Bandes sich am Schildknorpel befestigt haben. Eine solche sekundäre Insertion kann die Ursache einer fortgesetzten Differenzierung gewesen sein, die mit einer Längsspaltung des Muskelbandes endete, also mit der Bildung des *M. sternohyoideus* und *M. sternothyreoideus* und *M. thyreohyoideus*. Ähnliche Veränderungen infolge von Druckwirkungen haben innerhalb anderer Muskelgebiete stattgefunden. So habe ich Druckwirkungen als natürliche Ursache unter ähnlichen Verhältnissen bei gewissen Facialismuskeln nachgewiesen. Die ausgedehnten Aponeurosen bei den schrägen Bauchmuskeln und dem *M. transversus abd.* können meines Erachtens nach unter demselben Gesichtswinkel beurteilt werden. Druck- und Platzverhältnisse können mitwirkend gewesen sein, daß die eigentliche Muskelmasse seitlich hinausgedrängt wurde, so daß sie mit dem Insertionsfeld nur durch die wenig Raum erheischenden Aponeurosen in Verbindung steht.

Zusammenfassung

Am ersten Teil der Abhandlung wird eine Übersicht von dem ventralen Rectussystem gegeben. Die einzelnen Muskeln, der *M. rectus abdominis* und die hypobranchialen Muskeln werden in ihren Einzelheiten behandelt, und die einzelnen Variationen hervorgehoben. Es wird u. a. gezeigt, daß der *M. sternohyoideus* und der *M. sternothyreoideus* eine gemeinsame Insertion zunächst dem Manubrium sterni haben, und daß das Feld zwischen Ursprung und Anheftung für beide Muskeln gemeinsam ist. Im letzten Teil der Abhandlung werden die gefundenen Verhältnisse unter einem phylogenetischen Gesichtswinkel besprochen.

Literatur

Ellenberger, W. und Baum, H.: Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin (1891). — Ellenberger, W. und Baum, H.: Hdb. der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin (1932). — Field, H. E. und Taylor, M. E.: An Atlas of Cat Anatomy. Univ. Chicago Press. (1950). — Gerhard, W.: Das Kaninchen. Leipzig (1909). — Howell, A. B.: The Anatomy of the Wood Rat. Monogr. Amer. Soc. Mammal. 1 (1926). — Krause, W.: Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht. Leipzig (1884). — Meinertz, Thydsen: Das oberflächliche Facialisgebiet der Nager. Zool. Jb. 67, Heft 2 (1941).

Buchbesprechung

Neuralmedizin — Zeitschrift für Theorie und Praxis neuraltherapeutischer Verfahren. Herausgeber: F. Dittmar, Glotterbad bei Freiburg; F. Huneke, Düsseldorf; W. Huneke, Balingen; M. Kibler, Heilbronn; W. Kohlrausch, Marburg; H. Lampert, Höxter; W. Nonnenbruch, Höxter; K. R. v. Roques, Berlin; H. Siegmund, Münster; A. Slauck, Aachen; L. Zukschwerdt, Bad Oeynhausen. Schriftleitung: W. Nonnenbruch, Höxter und D. Groß, Höxter. Hippokrates-Verlag Marquardt und Cie., Stuttgart-S. 1. Jahrgang. Mai 1953, Heft 1. Erscheint 2-monatlich, Bezugspreis: 9,— DM im halben Jahr. Preis des Einzelheftes 3,50 DM.

Uns liegt das erste Heft einer neugegründeten Zeitschrift für „Neuralmedizin“ vor. Die beiden Herausgeber Nonnenbruch und Groß umreißen in einem Vorwort Ziel und Wollen der Zeitschrift. Das Wissen über die funktionelle Bedeutung des VNS, das sich in den letzten Jahren beständig erweitert hat, hat das VNS so weit in den Vordergrund der Betrachtung gerückt, daß man glaubt, jetzt berechtigt zu

sein, von einer „Neuralmedizin“ zu sprechen. Nur betonen ihre Vertreter, daß der Begriff „Neuralmedizin“ ebensowenig wie die Zellular- oder Humoralmedizin Anspruch auf Ganzheit und Dominanz erheben kann. Das Ziel der Zeitschrift ist vielmehr, daß in weiten, interessierten Fachkreisen der neurale Faktor im Krankheitsgeschehen nicht übersehen wird und in neu gewonnenen Erkenntnissen praktische Auswertung in der Therapie findet.

Die im ersten Heft gebotenen Originalarbeiten und zwar Nonnenbruch: Einführung in die Neuraltherapie und Zukschwerdt: Probleme der Chiropraktik führen mit einem historischen Überblick in den Ideenkreis der Neuralmedizin ein. Im Zentrum der Diskussion der chiropraktischen Theorie steht die Wirbelsubluxation.

In einem weiteren Beitrag beschäftigt sich Gutmann mit der Bedeutung der krankhaften Veränderungen in der oberen Halswirbelsäule für das Krankheitsgeschehen der übrigen Wirbelsäule und weist auf den Zusammenhang der dadurch bedingten Nervenstörungen mit Organerkrankungen hin. In einem Anhang über „Praktische Neuraltherapie“ werden Einzelreferate aus der Praxis für die Praxis gebracht.

Dr. Alex. Puff (Marburg/Lahn)

Vom 30. September 1954 bis 1. Oktober 1954 veranstaltete in Innsbruck die Gesundheitssektion der Landesgruppe Tirol der Österreichischen Liga für die Vereinten Nationen ein Kolloquium über Probleme der Zusammenarbeit der pharmazeutischen Industrie, der klinischen Forschung und der medizinischen Fachpresse.

Die Aussprache der zahlreichen Beteiligten war lebhaft und vermochte das gegenseitige Verständnis für die verschiedenen Standpunkte zu fördern. Weitere Veranstaltungen ähnlicher Art sind in Aussicht genommen.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. med. W. Bargmann)*

Festigkeitsuntersuchungen an menschlichen Extremitätenknochen¹

Von

Karl-Heinrich Knese, Otto H. Hahne, Hans Biermann

Mit 39 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 8. April 1954)

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	141
II. Material	143
III. Festigkeitstheoretische Untersuchung der Knochenform . .	143
a) Vorbemerkungen über Spannungen und Widerstände (Flächenmomente)	143
b) Über die Querschnittsform der Knochen	146
c) Bestimmung der Trägheitsmomente	151
d) Die Form der Kompakta, festigkeitstheoretisch be- schrieben	151
IV. Experimentelle Untersuchung der Knochenfestigkeit . . .	162
a) Theoretische Vorbemerkungen über Festigkeits- untersuchungen	162
b) Untersuchungstechnik	165
c) Versuchsergebnisse der Biegebruchversuche	166
d) Auswertung der Versuche	174
V. Diskussion	199
VI. Zusammenfassung	205
VII. Schrifttum	206

I Einleitung

Bei Untersuchungen der Struktur des menschlichen Extremitätenskelettes trat die Frage nach den Festigkeitseigenschaften der Knochen auf. Es bestand die Absicht, die Ergebnisse mehrerer Untersuchungen über den Feinbau des Knochens (Knese, Voges

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

und Ritschl 1954, Knese, Ritschl und Voges 1954), besonders unter topographischen Gesichtspunkten, mit den mechanischen Eigenschaften des Knochens zu vergleichen. Aus der Literatur ist kein befriedigendes Bild von den Festigkeitswerten des Knochens zu gewinnen. Triepel (1902) hat darauf hingewiesen, daß aus den Untersuchungen verschiedener Autoren kein arithmetisches Mittel errechnet werden könne, das die „größte Wahrscheinlichkeit des Eintreffens für sich hat“; ähnlich äußert sich Rössle (1927). Die Knochenfestigkeit ist ein Problem, das die verschiedensten Disziplinen beschäftigt, nicht nur die Anatomie, sondern auch die Chirurgie und Pathologie, besonders im Hinblick auf Frakturen (vgl. Wertheim (1847), Rauber (1876), Messerer (1880), Hirsch (1895), Hülsen (1898), Koch (1916), Rössle (1927, 1929), Lexer (1928), Hallermann (1935), Haase (1936, 1937), Haase und Richter (1936), Maj (1938, 1940, 1942), Evans und Mitarbeiter (1948, 1951, 1952, 1953), Dempster und Liddicoat (1952)).

Nicht alle Angaben dieser Autoren sind für die Gewinnung eines Überblickes geeignet, da entweder die Auswertung ihrer Versuche unvollständig ist oder Angaben zur weiteren Durchrechnung fehlen. Neben eigenen Untersuchungen konnten die Befunde von Rauber und Messerer ausgewertet werden. Damit standen 60 bis 80 Werte zur Verfügung. Nach der Methode der Großzahlforschung (Daeves und Beckel 1948) wurden diese Werte variationsstatistisch untersucht, da die Bildung arithmetischer Mittel (s. o. Triepel) für eine Aufdeckung der individuellen bzw. der altersbedingten Eigenheiten, auf die immer wieder hingewiesen wird, ungeeignet ist.

Aus Abmessung und Form des „Probekörpers“ sowie der Art des Lastangriffes und der Lastgröße werden die Bruchspannung, die sog. Festigkeit, und der Elastizitätsmodul berechnet. Die Form eines Körpers wird durch die sog. Flächenmomente seines Querschnittes bestimmt; sie werden als Trägheits- bzw. Widerstandsmoment bezeichnet. Es erschien angebracht, diese Begriffe kurz im theoretischen Zusammenhang zu erörtern, da sie nicht zum Allgemeingut der Morphologen gehören. Flächenmomente wurden von Messerer (1880) und Grunewald (1920) berechnet. Weiterhin finden sich einige Hinweise bei Rauber (1875, 1876, 1877), Graf (1894), Hirsch (1899), Ghillini (1899), Ghillini und Canevazzi (1901), Gebhardt (1910), Koch (1916), Kühn (1933), vergleichend-anatomisch bei Kreuzer (1932) und Wermel (1935). Pauwels (1950.

Abb. 13) gibt einen Tibiaquerschnitt mit eingezeichneten „Festigkeitseigenschaften“ wieder, womit offensichtlich das Widerstandsmoment gemeint ist¹.

II Material

Die Festigkeitsversuche wurden an unfixierten Knochen folgender Leichen durchgeführt: L 14 ♂ 79 J. (Suicid); L 15 ♀ 72 J. (Suicid) Arthrosis deformans des rechten Hüftgelenks; L 16 ♂ 41 J. (Unfall): nur Femora, am rechten Condylus tibialis und fibularis zerstört. Technische Durchführung der Festigkeitsversuche s. u.

Trägheits- und Widerstandsmomente wurden weiterhin berechnet für: L 6 ♂ 43 J. (dieses Individuum lag den topographischen Untersuchungen der Knochenstruktur zugrunde); L 17 rechter Sammlungsfemur, seitlich abgeplattet; L 18 rechter und linker Sammlungsfemur mit Abplattungen in der Frontalen; L 19 rechter Sammlungsfemur, rachitisch. Knochenlängsschnitte in der Sagittal- und Frontalebene an verschiedenen Sammlungspräparaten. Zur Bestimmung eines Knochenquerschnittes wurde neben der absoluten Ausmessung die sog. „Querschnittshöhe“ bestimmt. Dazu wird die ganze Knochenlänge in 10 gleiche Teile geteilt; diese werden mit 0 bis 9 bezeichnet und Querschnittshöhe genannt. Diese einfache Bestimmung hat sich auch bei den topographischen Untersuchungen der Knochenstruktur als ausreichend erwiesen. Die zu den Bruchversuchen verwandten Knochen wurden mit dem Koordinatenanthropometer vermessen und in Zweitafelprojektion gezeichnet.

III Festigkeitstheoretische Untersuchung der Knochenform

a) Vorbemerkungen über Spannungen und Widerstände (Flächenmomente)²

Wirkt auf einen Körper in seiner geometrischen Achse ein Druck oder Zug, so leistet die Auflagerungsfläche einen gleich großen Stützwiderstand. In jedem Querschnitt des Körpers entstehen darüber hinaus gleich große innere Kräfte, die den Druck oder Zug übertragen bzw. ihm einen Widerstand entgegensetzen. Sie werden Spannungen σ genannt und hängen von der Größe der Kraft P und der Fläche F ab: $\sigma = \frac{P \text{ kg}}{F \text{ cm}^2}$.

¹ Anmerkung bei der Korrektur: In einer neueren Untersuchung hat Pauwels (1953/54) definiert, was er unter (Biege-)„Festigkeit“ versteht: „Dies geschah durch Ermittlung der höchsten Randspannungen, die bei gleich großer Biegebeanspruchung auftreten...“ Als Festigkeit eines Stoffes wird demgegenüber nach allgemeinem technischen Gebrauch die experimentell ermittelte Bruchspannung bezeichnet (s. u. IVa). In der genannten Untersuchung diskutiert Pauwels synthetisch konstruierend die Bedeutung der Crista femoris.

² Allgemeine Literatur über Festigkeitslehre: Bach 1920, Chmelka und Melan 1947, Dreyer 1950, Föppl 1951, Föppl I 1920; II 1944; III 1947, Hütte 1947.

Die Spannungen sind wie die Kräfte Vektoren von gleicher Größe, doch entgegengesetzter Richtung. Über die ganze Flächeneinheit werden die inneren Kräfte gleichmäßig verteilt gedacht. Sie können zu einem Spannungskörper vereint werden. Der Inhalt dieses Spannungskörpers V stellt die innere Kraft dar, die der äußeren das Gleichgewicht hält $V = F \cdot \sigma = P$. In der ebenen Darstellung wird die Spannung in der Form eines Diagrammes wiedergegeben. Der Spannungsvektor steht sehr oft auf dem betrachteten Flächenstück dF nicht senkrecht. Dann wird von einer resultierenden Spannung gesprochen: $\sigma_{\text{Res}} = \frac{dP}{dF}$.

Dieser Spannungsvektor kann nun wie eine Kraft in die Normalspannung $\sigma = \frac{dN}{dF}$ und die Tangentialspannung $\tau = \frac{dT}{dF}$ zerlegt werden. Hier wurde bereits von dF gesprochen, einem kleinen Flächenelement, und zwar deswegen, weil in der Nähe der Kraft- oder Lastangriffspunkte die Spannungsverteilung sehr ungleichmäßig ist. Damit muß bei allen Knochen gerechnet werden, da nur sehr wenige Bereiche der Knochen frei von Muskel- oder Bandansätzen sind. Die hiermit zusammenhängenden Probleme sind später im einzelnen zu erörtern.

Zur Charakterisierung eines ebenen Spannungszustandes sind zwei extreme Hauptspannungen, Maximum und Minimum, hinreichend. Werden diese Hauptspannungen durch einen ganzen Körper verfolgt, so ergeben sich die Hauptspannungslinien, die Trajektorien, die sich rechtwinklig kreuzen. Diese Hauptspannungslinien werden unter 45° von den beiden Kurvenscharen der Schubspannungslinien geschnitten. Die Kenntnis der Hauptspannungslinien genügt also an sich für die Beurteilung des Spannungszustandes. Aus diesem Grunde hat wohl seit v. Meyer und Culmann der Wunsch bestanden, derartige Spannungstrajektorien für Knochenteile herauszufinden. In praxi ist es aber sehr schwer oder fast unmöglich, Spannungstrajektorien zu berechnen. In der Technik wird zumeist auch darauf verzichtet und das Spannungsgefüge in den „gefährdeten“ Querschnitten berechnet, dort nämlich, wo die Spannungen durch die Art der Belastung so groß werden, daß eine Zusammenhangstrennung des Materials, der Bruch, zu befürchten ist.

Bei reiner Biegung ist in einer Schicht, der Neutralschicht, die Spannung $= 0$. Auf der einen Seite der Nulllinie ergeben sich Druckspannungen (σ_d), auf der anderen Zugspannungen (σ_z). Die Zugspannungen werden meist positiv, die Druckspannungen negativ angegeben. Die Maximalspannung betrifft die Randfasern. Die Verteilung der Spannungen über den Querschnitt wird derart angenommen, daß diese beiden Maximalspannungen durch den Nullpunkt gradlinig miteinander verbunden werden (Abb. 1). Die Verhältnisse der Biegung sind auch bei genügender Ausmittigkeit einer Zug- oder Druckkraft zu finden. Das erste Diagramm zeigt den mittigen Ansatz der Druckkraft, das zweite eine Ausmittigkeit, die auf dem ganzen Querschnitt noch Druckspannungen hervorruft. Die Kraft setzt im sog. Querschnittskern an, dem geometrischen Ort aller jener Kraftansatzpunkte, bei denen nur Druckspannungen erzeugt werden. Bei Ansatz außerhalb des Kernes

und größerer Ausmittigkeit ergeben sich Biegespannungen, die berücksichtigt werden müssen. Die Verhältnisse werden insofern etwas komplizierter, als zunächst eine Druckspannung vorhanden ist, zu deren Berechnung die Kraft in die Achse des Körpers gerückt wird. Dann ist das Biegemoment zu untersuchen, das sich als Produkt von Kraft und Größe der Ausmittigkeit berechnet: $M = P \cdot p$. Anschließend erfolgt eine vektorielle Addition beider Spannungen.

Bei Biegung ist die Größe der Spannungen auch von der Größe und Form des Querschnittes abhängig. Die Querschnittsform setzt dem Biegemoment einen Widerstand entgegen, der als Widerstandsmoment W bezeichnet wird. Die Randspannungen werden dann berechnet nach: $\sigma_{b \max} = \frac{M b}{W}$. Das Widerstandsmoment ist abhängig vom (geometrischen, im Gegensatz zum physikalischen Massen-) Trägheitsmoment J und dem Abstand e der äußersten Faser von der Null-Linie, $W = \frac{J}{e} \text{ cm}^3$. Das Trägheitsmoment ist für jede durch den Querschnitt gelegte Achse verschieden, denn es ist die Summe aller Produkte

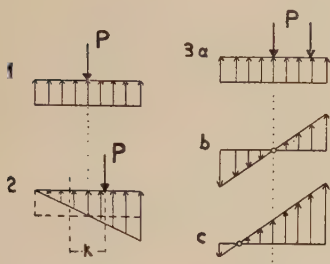


Abb. 1. Spannungsverteilung für verschiedene Laststellungen (nach Dreyer) 1. Lastangriff im Schwerpunkt; 2. Lastangriff am Kernrande; 3. Lastangriff außerhalb des Kernrandes; a Verschiebung der Last in die Körperachse, Untersuchung auf Druckspannungen; b Untersuchung der Biegespannung durch ausmittigen Ansatz; c daraus resultierende Spannung

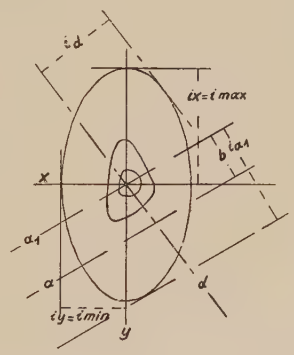


Abb. 2. Querschnitt einer rechten Tibia (Querschnittshöhe 5) mit Zentralellipse, Hauptträgheitsradien $i_x = i_{\max}$ und $i_y = i_{\min}$; sowie Bestimmung von zwei weiteren Trägheitsradien (vgl. Text)

aus unendlich kleinen Flächenteilchen dF und dem Quadrat ihrer Abstände von der Bezugsachse: $J_x = \sum dF y^2$; $J_y = \sum dF x^2$. Die Dimension ist damit cm^4 . Für die geläufigsten Querschnittsformen sind in den Festigkeitslehren entsprechende Formeln angegeben. Für den unregelmäßigen Knochenquerschnitt sind die Trägheitsmomente besonders zu berechnen (vgl. unten).

Wird die Gesamtfläche eines Querschnittes in einem Streifen vereinigt gedacht, dessen Abstand von der Bezugsachse so groß ist, daß

dieser Streifen dasselbe Trägheitsmoment wie die ursprüngliche Fläche hat, so wird dieser Abstand als Trägheitsradius i bezeichnet:

$i = \pm \sqrt{\frac{J}{F}}$ (\pm = oberhalb oder unterhalb der Achse). Werden für alle möglichen durch einen Punkt gehenden Trägheitsachsen die Trägheitsmomente in dieser Weise bestimmt, so umhüllen die eben geschilderten Streifen als Tangenten die (Culmannsche) Trägheitsellipse.

Einfacher ist die Bestimmung über die Hauptträgheitsmomente. Als Hauptträgheitsmomente werden das größte und kleinste Trägheitsmoment bezeichnet und die dazugehörigen Achsen als Hauptachsen. Durch die Hauptträgheitsmomente sind mit den zugehörigen Trägheitsradien die kurze und lange Achse der Trägheitsellipse gegeben, so daß die Konstruktion der Ellipse nach den bekannten Regeln erfolgen kann. Fällt der Mittelpunkt der Ellipse mit dem Schwerpunkt der Fläche zusammen, so liegt die Zentralellipse vor, die in den späteren Berechnungen wiedergegeben wird. Die kleine Achse der Ellipse ist die Null-Linie bei Biegung in Richtung des größten Trägheitsmomentes. Umgekehrt ist die lange Achse die Null-Linie bei Biegung in Richtung des kleinsten Trägheitsmomentes. Für die Biegung um eine beliebige Schwerpunktsachse d ist zu dieser Achse an die Zentralellipse eine parallele Tangente anzulegen (Abb. 2). Der Abstand i_d zwischen Achse und Tangente gibt den Betrag des gesuchten Trägheitsradius an. Mit Hilfe der Zentralellipse kann nun auch das Trägheitsmoment für eine beliebige Achse a , die keine Schwereachse ist, bestimmt werden. Dazu ist zunächst das Trägheitsmoment J_a , für die parallele Schwerpunktsachse a , aus dem abgelesenen i_{a1} zu errechnen. Zu J_{a1} ist das Produkt aus Fläche F und Quadrat des Abstandes b der Achse a von der parallelen Schwereachse a_1 hinzuzufügen: $J_a = J_{a1} + F \cdot b^2$.

Wird nun das Trägheitsmoment durch den Abstand e der äußersten Faser von der Null-Linie dividiert, so ergibt sich das Widerstandsmoment: $W = \frac{J}{e} \text{ cm}^3$. Da das Widerstandsmoment bei der Berechnung der Spannungen σ_b im Nenner auftritt, verkleinert sich die Maximalspannung mit größerem Widerstandsmoment. Für die untersuchten Knochenquerschnitte wird für alle Schwerpunktsachsen gleichzeitig das Widerstandsmoment W als Diagramm wiedergegeben. Zur Bestimmung des Widerstandsmomentes ist die entsprechende Biegeachse durch den Schwerpunkt zu legen. Auf ihr wird im Schwerpunkt das Lot errichtet. Dann gibt die Länge des Lotes bis zur Diagrammlinie den Betrag des Widerstandsmomentes an.

b) Über die Querschnittsform der Knochen

Diese allgemeinen Verhältnisse der Flächenträgheitsmomente sowie ihr Einfluß auf die Spannungsgröße mußten ausführlicher dargestellt werden, da die Querschnittsform der Knochen sehr verschieden ist. Es ist daher anzunehmen, daß der Querschnittsform eine besondere Bedeutung zukommt. Um zunächst einen

Überblick über diese Frage zu gewinnen, wurden regelmäßige geometrische Figuren untersucht, nämlich Kreis, Ellipse, Dreieck, Quadrat und Sechseck, und zwar unter der Voraussetzung der Materialkonstanz (Homogenität) und gleichem Flächeninhalt (im Beispiel $28,3 \text{ cm}^2$) (Abb. 3). Diese Figuren wurden einmal als volle Querschnitte und dann mit einer Höhlung

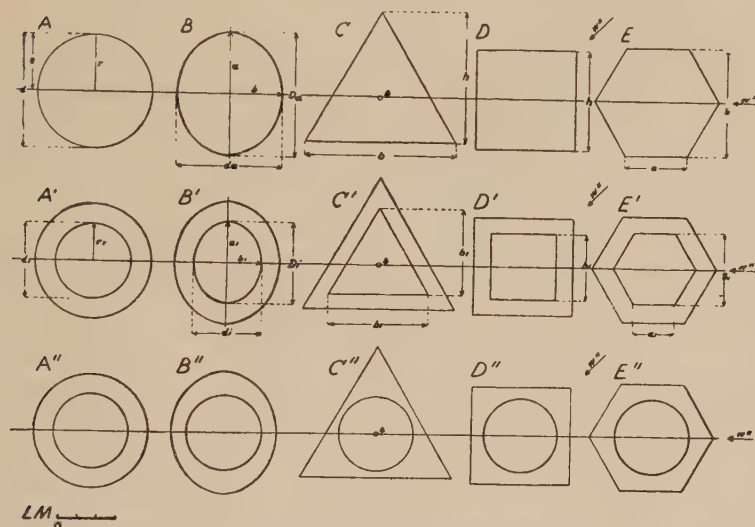


Abb. 3. Regelmäßige geometrische Querschnitte gleicher Fläche ($28,3 \text{ cm}^2$) der Vollkörper A—E und der entsprechenden Hohlkörper ($F = 15,74 \text{ cm}^2$) mit geometrisch gleicher Innenhöhlung A'—E' und mit Kreishöhlung A''—E'', LM 3 cm

untersucht, und zwar einmal mit einer geometrisch gleichen Innenhöhlung (für das Dreieck ein Dreieck usw.) und dann mit einer kreisförmigen Höhlung, da aufgefallen war, daß die Markhöhle häufig rundlich begrenzt ist. Diese Hohlfiguren haben alle den gleichen Flächeninhalt von $15,74 \text{ cm}^2$. In dem gewählten Beispiel sinkt das Trägheitsmoment des Kreises von der vollen zur Hohlfigur auf $81,4\%$ ab, bei einer Flächenverminderung auf $55,6\%$ (Abb. 4). Bei der vollen Ellipse liegt J_{\max} (in Richtung der großen Achse) über dem des Kreises, J_{\min} aber darunter. Durch eine gleiche geometrische Höhlung nimmt J_{\max} auf $80,4\%$ des ursprünglichen und J_{\min} auf $81,8\%$ ab, bei einer Kreishöhlung auf $83,4$ bzw. $76,5\%$. Auch beim Dreieck, dessen Trägheitsmoment voll am größten ist, zeigt sich bei gleicher geometrischer Höhlung ein Sinken auf $78,2\%$, bei Kreishöhlung dagegen nur auf $83,3\%$.

Vierecke und Sechsecke liegen in der Größenordnung des Kreises, gleiche geometrische und Kreishöhlung unterscheiden sich nicht wesentlich voneinander. Sehr ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Widerstandsmomenten, wobei diejenigen des Dreiecks weit über denen der anderen Querschnittsformen liegen. Weiter ist beim Dreieck das Ansteigen des Widerstandsmomentes bei Kreishöhlung besonders eindeutig.

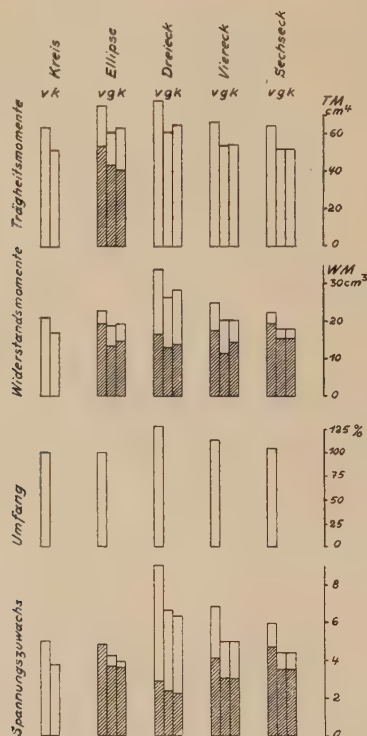


Abb. 4. Trägheits-, Widerstandsmomente, Umfang in % des Kreises und Spannungszuwachs bezogen auf den mittigen Ansatz der Voll- bzw. der Hohlfigur von regelmäßigen geometrischen Querschnitten als Vollkörper (v) mit geometrisch gleicher Innenhöhlung (g) und mit Kreishöhlung (k)

Ganz allgemein kann gesagt werden, daß bei einem Hohlquerschnitt wohl Trägheits- und Widerstandsmomente abnehmen, aber nicht im gleichen Maße der Flächenverkleinerung. Es ist also mit einer kleineren Masse besonders bei kreisförmiger Höhlung ein verhältnismäßig hohes Widerstandsmoment ver-

bunden. Hierbei ist der dreieckige Querschnitt allen anderen überlegen.

Der Knochen ist aber nicht nur innere Stütze des Körpers und hat Belastungen aufzunehmen, sondern er dient auch Muskeln zum Ansatz. Demnach ist auch die Größe der Mantelfläche eines Zylinders mit entsprechendem Querschnitt zu untersuchen. Da die Höhe des Zylinders für diesen theoretischen Vergleich als konstant angesehen werden kann, genügt es, die Umfänge der Querschnitte miteinander zu vergleichen, wobei der Kreis gleich 100 % gesetzt werden soll. Dann liegt das Dreieck mit 128 % obenan, ihm folgen Quadrat (113,4 %), Sechseck (105,1 %), Ellipse (100,03 %). Das Verhältnis Umfang zu Fläche kann auch durch die Angabe der spezifischen Fläche F/u erfolgen, d. h. wieviel Flächeneinheiten auf eine Längeneinheit des Umfanges entfallen. Auch hierbei führt das Dreieck durch den kleinsten Wert (0,648), ihm folgen die anderen Querschnittsformen in gleicher Reihe (Quadrat 0,736, Sechseck 0,795, Ellipse 0,833, Kreis 0,835).

Die häufig zu findenden annähernd dreieckigen Knochenquerschnitte vereinigen also mit einem recht günstigen Widerstandsmoment eine verhältnismäßig große Fläche zum Muskelansatz. An allen Orten, an denen keine flächenmäßigen Muskelansätze vorkommen, wäre natürlich der kreisförmige Querschnitt überlegen. Es dürfte also durchaus möglich sein, aus der Form des Querschnittes und dem Widerstandsmoment eine Aussage über die Belastungsrichtung zu machen, da angenommen werden kann, daß die größten Widerstands- und Trägheitsmomente in der Hauptbelastungsrichtung liegen.

Da die Mantelfläche des Knochenzylinders dem Muskelansatz dient, bestehen noch die Bedingungen des ausmittigen Kraftansatzes. Bei jeder Spannungsberechnung für eine Kraft, die nicht in der Stabachse ansetzt, ist einmal durch Verschiebung der Kraft in die Achse die Zug- oder Druckspannung zu berechnen (s. o.). Nach Bestimmung des Biegemomentes $M_b = P \cdot p$ ergibt sich die maximale Biegespannung nach $\sigma_{b \max} = \frac{M_b}{W}$. Beide Spannungen sind zu addieren. Es ist also zu prüfen, welche Spannungserhöhungen sich durch den Ansatz an der Mantelfläche eines solchen theoretischen Zylinders mit verschiedener Querschnittsform ergeben. Bei mittigem Ansatz steigt zunächst die Spannung von der Voll- zur Hohlfigur auf das 1,8fache

an. Bei dem Vollkreis und Ansatz am Umfang ist gegenüber dem mittigen Ansatz eine Spannungszunahme um das 5fache festzustellen. Bei der vollen Ellipse ist der Ansatz am Endpunkt der kleinen und großen Achse gleich. Beim Dreieck ergibt der Ansatz an einer Ecke eine sehr erhebliche (9fache) Spannungserhöhung, dagegen auf der Mitte der Fläche nur eine sehr geringe (2,93). Werden nunmehr die Spannungserhöhungen der Hohlfiguren mit der Spannung bei mittigem Ansatz der entsprechenden Hohlfigur verglichen, so zeigt sich durchweg eine geringere Spannungserhöhung. Auch bei der Ellipse ist dann zwischen Ansatz an der langen (Maximum) bzw. kurzen (Minimum) Achse zu unterscheiden. Besonders gering ist die Spannungssteigerung beim kreisförmig gehöhlten Dreieck. Oben wurde festgestellt, daß die Hohlfigur bei mittigem Ansatz und gleicher Last die 1,8 fache Spannungserhöhung gegenüber der Vollfigur bringt. Werden nun die Spannungserhöhungen bei Hohlfiguren auf den mittigen Ansatz der Vollfigur bezogen, so ergibt der Hohlkreis die 6,8fache, die kreisgehöhlte Ellipse an der kleinen Achse das 7fache, an der großen das 6,6fache, das kreisgehöhlte Dreieck Ansatz an der Ecke das 11,4fache und Ansatz an der Fläche das 4,1fache. Die Spannungserhöhung ist also nicht unerheblich, sie wäre aber mit einer großen Materialersparnis erkauft.

So darf zusammenfassend gesagt werden, daß der kreisgehöhlte dreieckige Querschnitt bei gleicher Fläche ein relativ hohes Widerstandsmoment hat, und daß bei Ansatz der Muskeln an der Fläche nur eine verhältnismäßig geringe Spannungserhöhung durch den ausmittigen Ansatz zustande kommt. Es ist auch zu beobachten, daß fast überall dort, wo große flächenhafte Muskelansätze vorhanden sind, die annähernd dreikantige Knochenform vorherrscht, und daß die flächenförmigen Ansätze meist nicht bis an die Knochenkante heranreichen (über Kanten wie die *Crista femoris* s. u.). An allen anderen Orten, besonders in der Nähe der Gelenke, überwiegen dagegen mehr runde oder ellipsenförmige Querschnitte.

Ganz andere Verhältnisse liegen natürlich vor, wenn die Muskelansätze in Form von Leisten oder Fortsätzen auftreten. Damit ändert sich das Widerstandsmoment, so daß die große Ausmittigkeit ganz anders zu beurteilen ist. Die Abschrägungen, mit denen Leisten und Fortsätze dem Knochenquerschnitt aufgesetzt sind, bringen eine Last- und Spannungsvertei-

lung. Die „Querkräfte“ derartiger zirkum-skripten Muskelansätze sind besonders gefährlich, da schräge Zugspannungen auftreten. Durch die Abschrägungen tritt nun eine Querkraftverminderung auf, wobei die parabolische Schräge eine stetige Spannungsverteilung bringt. Bei den umschriebenen punkt- oder streckenförmigen Ansätzen sind gegenüber den flächenförmigen Ansätzen diese lokalen Verhältnisse als entscheidend anzusehen. Günstige Hebelwirkung und zulässige Belastung dürften formbestimmend sein.

Diese theoretischen Ausführungen lassen vermuten, daß die Querschnittsform eine sehr komplexe „Funktion“ (in mathematischem Sinn) verschiedenster Faktoren ist, wobei keinem dieser Punkte der Vorzug erteilt werden darf. Schließlich ist daran zu denken, daß zu den Knochenenden hin der Gelenkanschluß geschaffen werden muß, der wiederum unter besonderen Bedingungen steht. Dann bleibt noch das Raumproblem, das sicher für Muskeln gilt, wie das die Lage der Muskelbäuche von *M. semitendineus* und *M. semimembranaceus* sowie *M. fibularis longus* und *brevis* zueinander zeigen. Vielleicht hat das Raumproblem für den Knochen ebenfalls eine Bedeutung und sei es auch nur über den Umweg des Muskels, um hier für die einzelnen Individuen Ansatzflächen zur Verfügung zu stellen.

c) Bestimmung der Trägheitsmomente

Bei der Berechnung des Trägheitsmomentes wurde folgender Weg eingeschlagen:

1. Bestimmung der Flächengröße und des Schwerpunktes der Fläche.
2. Beliebiges Koordinatensystem mit einer x - und y -Achse durch den Schwerpunkt.
3. Die Fläche wird zunächst senkrecht zur x -Achse in unendlich viele Flächenstreifen zerlegt, die als Rechtecke aufgefaßt werden. Für diese Rechtecke wird das Trägheitsmoment errechnet und auf einer zur x -Achse Parallelen in einem beliebigen Trägheitsmaßstab aufgetragen. Die Integration der Fläche mit dem Planimeter ergibt das Trägheitsmoment der ganzen Fläche für die x -Achse.
4. Dasselbe für die y -Achse.
5. Entsprechende Bestimmung des Zentrifugalmomentes J_{xy} .
6. Konstruktion des Trägheitskreises mit dem Durchmesser $d = J_x + J_y \text{ cm}^4$ und den Koordinaten des Trägheitshauptpunktes $T(x_t = J_{xy}; y_t = J_{xy})$, daraus Bestimmung der Hauptachsen und Konstruktion der Zentralellipse.

d) Die Form der Kompakta, festigkeitstheoretisch beschrieben

Zu der üblichen Beschreibung von Knochen müssen noch Angaben treten, welche die Form nach festigkeitstheoretischen Ge-

sichtspunkten beurteilen. Für die Auswertung der Festigkeitsversuche und im Hinblick auf Belastungsberechnungen wurden an einer Reihe von Knochen die Flächenträgheitsmomente bestimmt. Letztere sollen als Beispiel für eine festigkeitstheoretische Beschreibung wiedergegeben werden. Weiterhin wurden einige sagittale wie frontale Längsschnitte untersucht, um einen Überblick über die Kompaktaverteilung zu gewinnen. Auf eine Ausmessung der Kompaktadicke wurde verzichtet, da nur wenige Stücke vorlagen. Die Beobachtungen sollen jedoch aufgeführt werden, da die Kompaktadicke bei Beurteilung des Spannungszustandes an verschiedenen Stellen des belasteten Knochens berücksichtigt werden muß. Damit bringt die nachfolgende Zusammenstellung gleichzeitig Material, das in späteren Veröffentlichungen ausgewertet wird.

Femur

Der Frontalschnitt durch den Femur zeigt den Beginn der Kompakta tibial noch im Bereich des Halsansatzes. Sie steigt am Übergang zum Schaft (Querschnittshöhe 1) fast zur vollen Breite auf, die dann in allmählicher Zunahme kurz oberhalb der Schaftmitte (Querschnittshöhe 4) erreicht wird. Dann beginnt die Verdünnung (Querschnittshöhe 5), so daß oberhalb der Kondylen der Übergang in die Kortikalis der distalen Spongiosa vollzogen ist. Fibular bildet sich die Kompakta tiefer heraus als tibial. Sie erreicht auch nicht sogleich die volle Stärke, die in gleicher Höhe mit der tibialen Seite gelegen ist. Nach distal findet die Dickenabnahme langsamer statt als tibial. Im Sagittalschnitt hat der ventrale Anteil des Trochanter major eine nach ventral gerichtete Konkavität. Er besitzt bereits eine dünne Kompaktalamelle. Dann erfolgt mit einer Dickenzunahme der Übergang in die ventrale Konvexität, so daß die mittleren Viertel des Schaftes eine annähernd gleichstarke Kompakta besitzen. Dorsal beginnt die Kompakta wesentlich später (Querschnittshöhe 2), am distalen Ende des Trochanter minor. Dann wird die Kompakta aber gleich wesentlich stärker und erscheint auf der medialen Hälfte durch die Crista femoris sehr breit. Sie nimmt an der Grenze distales — mittleres Viertel (Querschnittshöhe 6) ziemlich plötzlich ab und behält diese Stärke fast bis in die Fossa intercondylica hinein. An einem stark nach ventral verdrehten und in der Frontalen leicht gekrümmten Femur ist die proximale Hälfte der tibialen Wand ungewöhnlich stark, die distale annähernd gleich breit und halb so stark. Die fibulare Wand ist dem vorigen sehr ähnlich.

Bei dem rechten Femur eines 79jährigen Mannes (L 14, Bruchversuch) wurden in fünf Querschnittshöhen Trägheits- und Widerstandsmomente berechnet (Abb. 5, 8). Im Querschnitt 3 liegt das größte Trägheitsmoment ($3,9 \text{ cm}^4$) fast in der Frontalebene, das Widerstandsmoment ist jedoch für alle Schwerpunktsachsen annähernd gleich. In den Querschnitten 4, 5, 6 ist das größte Trägheitsmoment jedoch fast

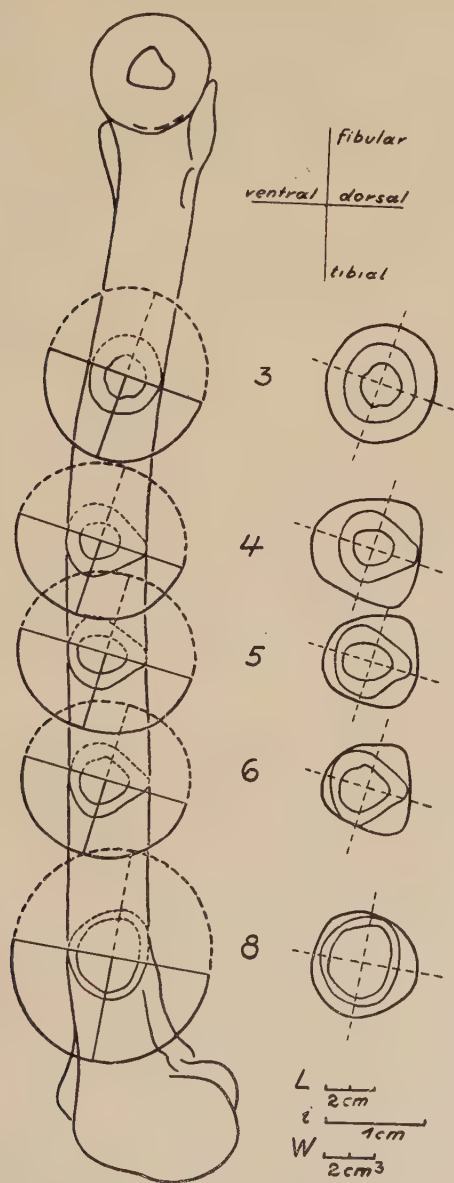


Abb. 5. Sagittalprojektion eines rechten Femurs (L 14 ♂ 79 J.).
Ansicht von tibial, eingezeichnete Zentrallipsen und Widerstandsmomente

in die Sagittalebene hineingedreht, sowohl J_{\max} wie J_{\min} nehmen allmählich ab. Im Querschnitt 8 ist die Trägheitsellipse in eine Richtung zurückgedreht, die annähernd der Lage des proximalen Schnittes 3 ent-

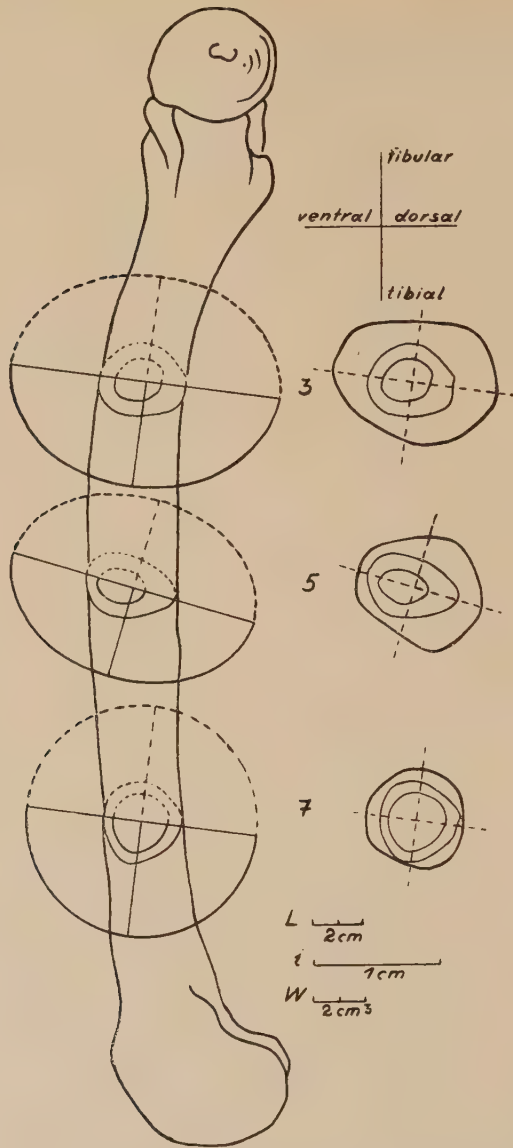


Abb. 6. Sagittalprojektion eines seitlich abgeplatteten rechten Femurs (L 17).
Ansicht von tibial, eingezeichnete Zentrallellipse und Widerstandsmomente

spricht. Gleichzeitig sind beide Trägheitsmomente fast auf die gleiche Höhe wiederum angestiegen. Dabei ist aber zu beachten, daß die Querschnittsfläche von proximal nach distal abgenommen hat. Die Widerstandsmomente sind so eingestellt, daß bei Biegung in der Richtung von dorsal fibular nach ventral tibial das größte Widerstandsmoment

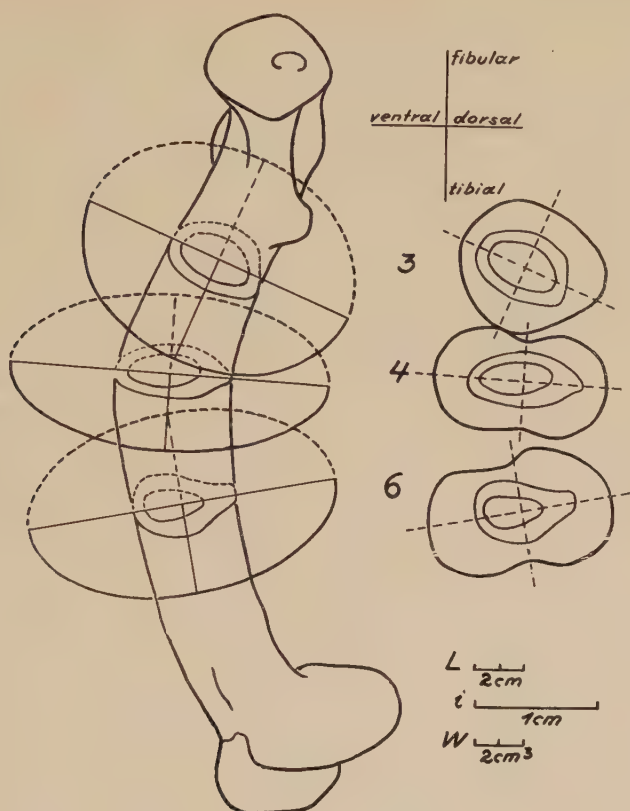


Abb. 7. Sagittalprojektion eines stark gekrümmten rachitischen rechten Femurs (L 19 Sammlung)

vorhanden ist. Bei Biegung in der Richtung dorsal tibial — ventral fibular ist ventral das Widerstandsmoment kleiner. Dabei ist das Widerstandsmoment im Querschnitt 4 das größte.

Bei einem verhältnismäßig starken Sammlungsfemur (L 17) (Abb. 6, 8) der im mittleren Schaftbereich eine seitliche Abplattung aufweist, ist das Trägheitsmoment im Querschnitt 3 wesentlich erhöht ($5,7 \text{ cm}^4$) und das kleinste erreicht bereits $3,6 \text{ cm}^4$. Das größte Widerstandsmoment liegt in der Sagittalebene; das in der Frontalen liegende bleibt aber nicht viel hinter ihm zurück. Das Trägheitsmoment im Schnitt 5 hat zwar abgenommen, ist aber immer noch größer als bei dem 79jährigen Manne. Die Diagrammlinie des Widerstandsmomentes entspricht weitgehend den für L 14 geschilderten Verhältnissen, ist aber entsprechend erhöht. Der Querschnitt 7 gleicht dem vorigen. Diese Trägheitsmomente werden z. T. noch durch die bei einem 41jährigen Manne (L 16, Unfallmaterial, vgl. Bruchversuche) übertroffen. Die niedrigsten Werte wurden bei der 72jährigen Frau (L 15, vgl. Bruchversuche) bestimmt. In dieser

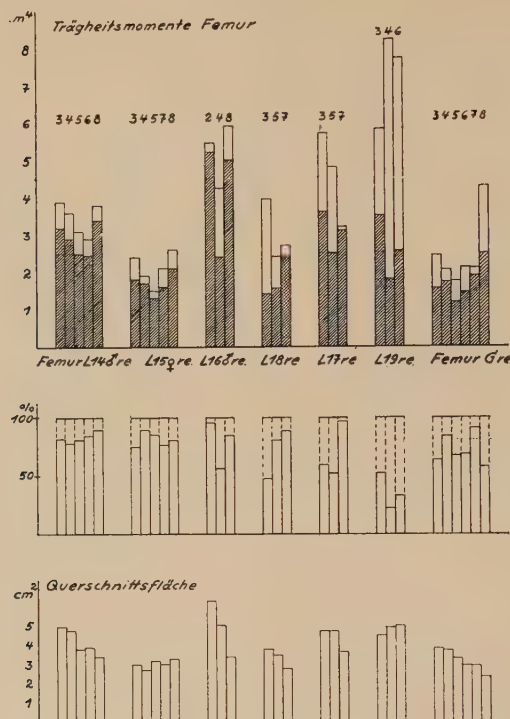


Abb. 8. Darstellung 1. der maximalen und minimalen Trägheitsmomente in Absolutwerten; 2. der minimalen in Prozent der maximalen; 3. der Querschnittsfläche für die rechten Femora, siehe Beschriftung (Femur Gre entnommen Grunewald 1920)

Variationsbreite liegen auch die Trägheitsmomente, die Grunewald (1920) bestimmen ließ. Sehr hohe Trägheitsmomente zeigt der Femur des 43jährigen Mannes (L 6, Abb. 9), bei dem die Osteonverteilung untersucht wurde. Bei diesem Individuum liegen die größten Trägheitsmomente fast durchweg annähernd in der Frontalebene.

Während in diesen Fällen noch mit normalen Verhältnissen zu rechnen ist, die allein auf die sehr wechselnde Gestalt des Femur zurückzuführen sind, zeigt ein weiterer Sammlungsfemur (L 18) eine Verdrehung nach ventral und eine stärkere sagittale Krümmung, besonders im oberen Bereich. Hier liegen die Hauptträgheitsmomente sehr wechselnd. Bei einem stark verkrümmten rachitischen Femur (L 19, Abb. 7) sind die Trägheitsmomente in der Frontalebene annähernd so groß wie bei den bisherigen Femora (besonders L 14 und L 17). Die Trägheitsmomente in der Sagittalebene sind jedoch erheblich vergrößert. Im Querschnitt 4 auf 8,2 cm⁴ und 6 auf 7,7 cm⁴. Die Widerstandsmomente sind besonders in der Sagittalebene erheblich angestiegen. In der Frontalebene ist gegenüber L 14 fibular eine Verkleinerung in Querschnitt 4, dagegen in

Querschnitt 6 sowohl fibular wie tibial eine Vergrößerung des Widerstandsmomentes aufgetreten. Dabei ist zu beachten, daß die Flächen-
größe der Querschnitte gegenüber den normalen Femora nicht ver-
ändert ist.

Tibia

Auf dem Frontalschnitt beginnt die Kompaktaverdickung unterhalb der Kondylen und der Tuberositas tibiae (Querschnittshöhe 1), nimmt allmählich zu geringer Stärke zu und in ähnlicher Weise ab, um weit oberhalb des distalen Endes bei Beginn der Vergrößerung des Knochen-
durchmessers (Querschnittshöhe 8) in gleicher Weise auszulaufen. Im
Sagittalschnitt erweist sich die dorsale Wand bereits wesentlich stärker.

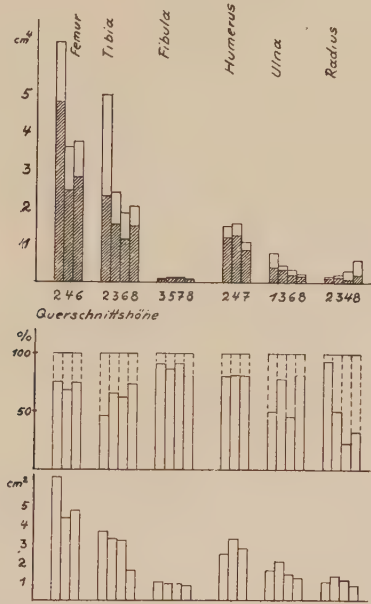


Abb. 9. Darstellung 1. der maximalen und minimalen Trägheitsmomente in Absolutwerten; 2. der minimalen in Prozent der maximalen; 3. der Querschnittsfläche für re. Femur, re. Tibia, re. Fibula, re. Humerus, re. Ulna und re. Radius (L 6 ♂ 43 J.)

Extrem dick ist die ventrale Wand, die Crista anterior, mit größter Breite dicht oberhalb der Mitte (Grenze Querschnittshöhe 3 und 4).
An der Tibia des 79jährigen Mannes (L 14, Bruchversuche, Abb. 10) liegt bei dem ersten Schnitt 3 das größte Trägheitsmoment in der Sagittalebene, in den Schnitten 4 und 5 ist es etwas herausgedreht und nimmt an Größe geringfügig ab. Das Diagramm der Widerstandsmomente hat im Schnitt 3 und 4 eine Umgrenzung entsprechend dem flachen oder dreieckigen Querschnitt, wie sie an dem abgeplatteten Femur L 17 und dem rachitischen L 19 festgestellt werden konnten. Im folgenden Schnitt 7 liegt das größte Trägheitsmoment in einer Mittelebene zwischen der Frontalen und Sagittalen. Das Widerstandsmoment ist hier erheblich verkleinert. Schließlich liegt in der Schnittshöhe 8 das größte Trägheitsmoment in der Frontalebene bei sehr kleinem Widerstandsmoment.

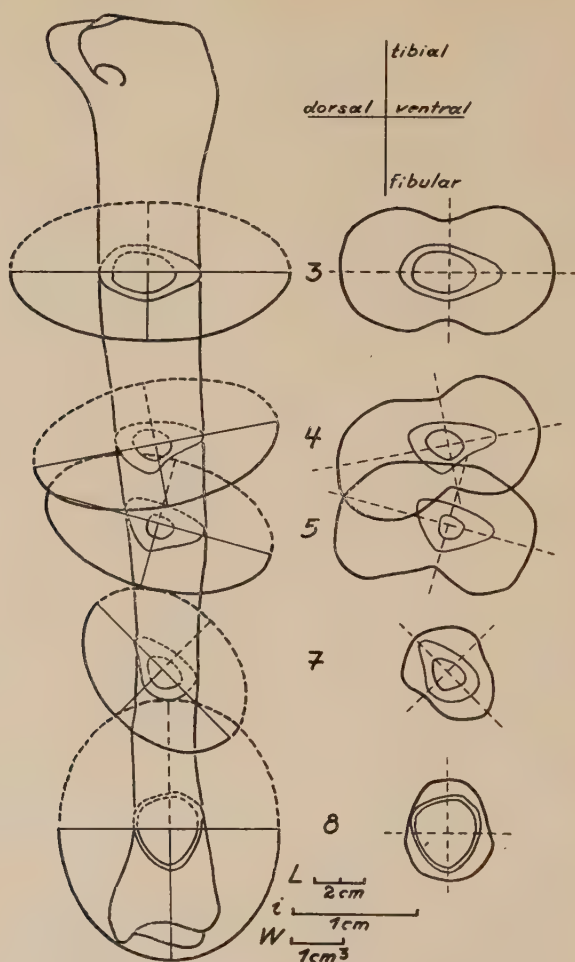


Abb. 10. Sagittalprojektion einer rechten Tibia (L 14 ♂ 79 J.). Ansicht von fibular, eingezeichnete Zentralellipsen und Widerstandsmomente

Bei dem 43jährigen Manne (L 6, Osteonverteilung) ist das Trägheitsmoment von vornherein im Schnitt 2 etwas aus der Sagittalebene herausgedreht, so daß es von dorsal-tibial nach ventral-fibular verläuft. Diese Drehung ist im Schnitt 3 noch weiter geführt und wird in den Schnitten 6 und 8 wieder rückgängig gemacht. Bis zum Schnitt 6 ist eine Abnahme beider Trägheitsmomente, besonders des größeren, festzustellen, dann erfolgt eine geringfügige Zunahme. Ähnlich nimmt das Widerstandsmoment an Größe ab.

Fibula

Die Wand der Fibula ist in allen Teilen annähernd gleich stark; nur die fibulare Wand erscheint etwas stärker. Trägheits- und Wider-

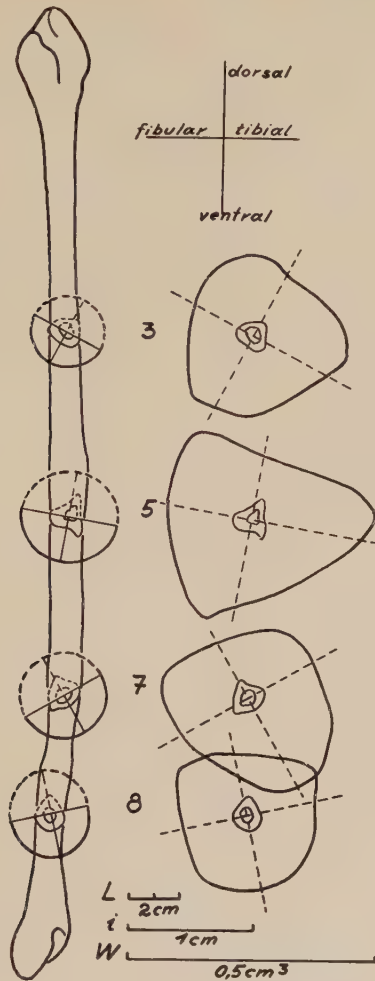


Abb. 11. Frontalprojektion einer rechten Fibula (L 6 ♂ 43 J.). Ansicht von frontal. eingezeichnete Zentralellipsen und Widerstandsmomente

standsmomente sind sehr klein und entsprechen der wechselnden Form der Fibula von wechselnder Lage (Abb. 11).

Humerus

Im Frontalschnitt zeigt die radiale Seite erst jenseits der mit Lakunen versehenen Tuberositas deltoidea eine wesentliche Verdickung (Schnitthöhe 4). Die ulnare Wand nimmt bis zur Höhe der Tuberositas allmählich an Dicke zu und bleibt dann annähernd gleich stark bis in den Bereich der Epikondylen. Hier sind stärkere Spongiosaeinstrahlungen zu beobachten. Der Sagittalschnitt zeigt ventral eine geringfügige Dickenzunahme bis zur Tuberositas deltoidea, bleibt ungefähr gleich stark, zunächst mit Lakunen durchsetzt bis dicht oberhalb der Fossa coronoidea. Die dorsale Wand nimmt in der Gegend des Collum

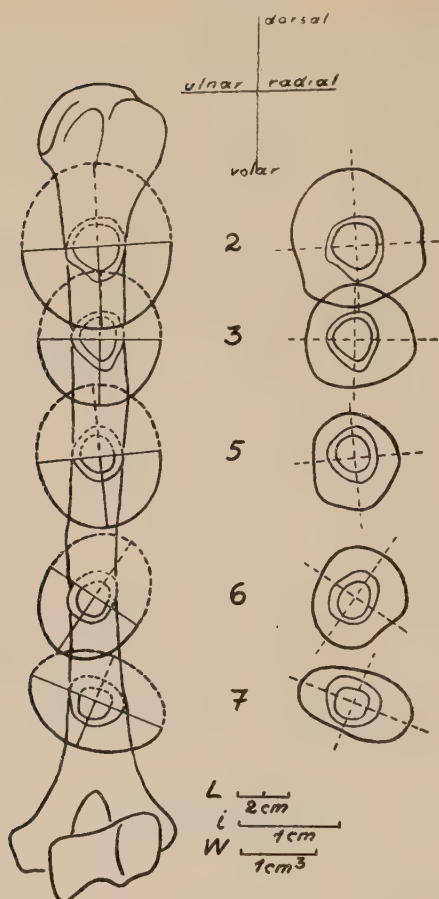


Abb. 12. Frontalprojektion eines linken Humerus (L 14 ♂ 79 J.). Ansicht von volar, eingezeichnete Zentralellipsen und Widerstandsmomente

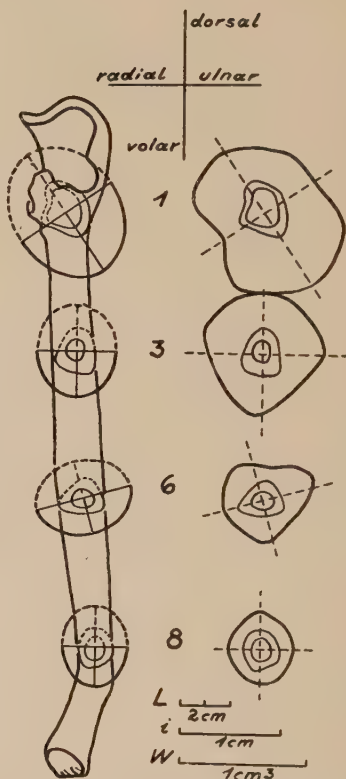


Abb. 13. Frontalprojektion einer rechten Ulna (L 6 ♂ 43 J.). Ansicht von volar, eingezeichnete Zentralellipsen und Widerstandsmomente

chirurgicum eine mittlere Stärke an, die fast bis in die Fossa olecrani beibehalten wird.

Der Humerus des 79jährigen Mannes (L 14, Bruchversuche, Abb. 12) zeigt zunächst das größte Trägheitsmoment in der Sagittalebene. J_{\max} nimmt vom Querschnitt 2 bis zum Querschnitt 5 allmählich ab. Im Schnitt 6 liegt es in einer Ebene, die von dorsal-radial nach ulnar-ventral verläuft, und hat die Größe des vorigen annähernd beibehalten. Schließlich steht es im Schnitt 7 fast in der Frontalen, wobei das große Trägheitsmoment etwas zugenommen, das kleinere etwas abgenommen hat. In den ersten Schnitten 2 und 3 ist das Widerstandsmoment fast in allen Ebenen gleich mit geringer Betonung der Sagittalen. Das wird

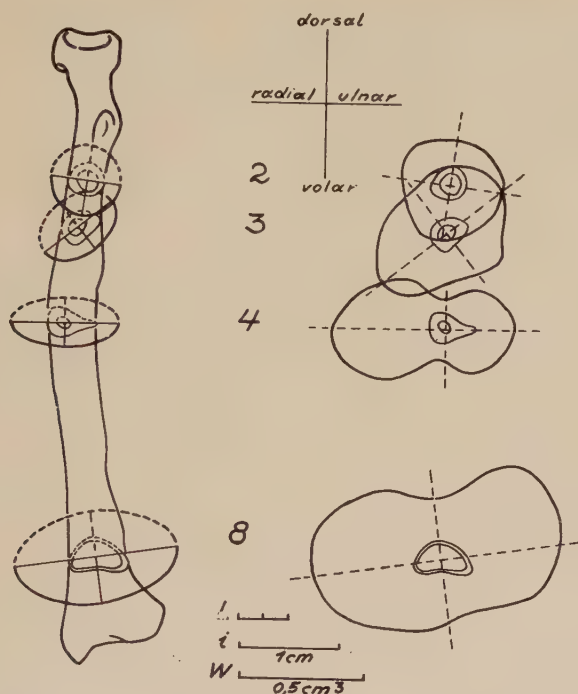


Abb. 14. Frontalprojektion eines rechten Radius (L 6 ♂ 43 J.). Ansicht von volar, eingezeichnete Zentralellipsen und Widerstandsmomente

im Schnitt 5 deutlicher. In den nächsten Höhen 6 und 7 ist es entsprechend der Drehung der Trägheitsellipse eingestellt. Bei dem 43jährigen Manne (L 6, Osteonverteilung) verläuft im Schnitt 2 die größte Achse von dorsal-radial nach volar-ulnar, im Schnitt 4 dagegen von dorsal-ulnar nach volar-radial und steht schließlich in der Höhe 7 annähernd frontal. Die Widerstandsmomente sind fast in allen Ebenen gleich. Das Trägheitsmoment des Humerus beträgt etwas unter der Hälfte desjenigen des Femur.

Radius

Im Frontalschnitt erscheint die Crista interossea unterhalb des Tuberculum radii in Form einer Kompaktaverdickung, die ihre größte Stärke etwas oberhalb der Mitte (Schnitthöhe 3 und 4) aufweist. Die radiale Seite ist von Tuberculum radii ab annähernd gleich stark. Im Sagittalschnitt zeigt sich die dorsale Wand am Collum und in der Höhe des Tuberculum mäßig dick und nimmt dann an Stärke zu. Die ventrale Wand ist etwas dünner.

Das Trägheitsmoment des Radius vom 43jährigen Manne (L 6, Osteonverteilung Abb. 14) ist im Querschnitt 2 in beiden Ebenen annähernd gleich; diesem Verhalten entspricht auch das Widerstandsmoment. Der Querschnitt 3 zeigt infolge der dreieckigen Form das

größte Trägheitsmoment in der Richtung von radial-volar nach dorsal-ulnar. Im Querschnitt 4 liegt es in der Frontalebene; im Schnitt 8 wenig entgegengesetzt gedreht. Die Trägheitsmomente nehmen nach distal an Größe zu. Die Widerstandsmomente wachsen zuerst auf der radialen Seite, sind dann aber in dem Querschnitt 8 radial und ulnar annähernd gleich. Sie betragen nach volar und dorsal dagegen ca. nur die Hälfte. Im Schnitt 4 und 8 ist das Widerstandsmoment in dorso-volarer Richtung am kleinsten.

Ulna

Im Frontalschnitt ist die radiale Wand dicht unterhalb der Incisura radialis (Querschnittshöhe 2) sehr stark und zeigt Spongiosaeinstrahlungen, sie wird dann allmählich schwächer. Die ulnare Wand beginnt mit dünner Kompakta dicht unterhalb des Olecranon, erhält eine mittlere Stärke im zweiten Viertel (Schnittshöhe 3) und nimmt dann langsam an Dicke ab. Die dorsale Wand beginnt mit reichlich Spongiosaeinstrahlungen in Höhe des Processus coronoideus und erhält damit die Stärke, die bis an die Grenze des distalen Viertels (Querschnittshöhe 6) gleich bleibt. Ähnlich verhält sich die volare Wand, die an sich schwächer ist und aus der Tuberositas ulnae Spongiosazüge aufnimmt. Sie reicht etwas weiter nach distal herab (Schnittshöhe 7).

Das Trägheitsmoment im Schnitt 1 ist das größte (Abb. 13). Nach distal zu erfolgt eine allmähliche Abnahme und Angleichung der beiden Trägheitsmomente aneinander. Die Richtung des größten Trägheitsmomentes wird mehrfach gedreht. Im Schnitt 1 weist es von dorsal-radial nach ulnar-volar, im Schnitt 3 volo-dorsal, im Schnitt 6 annähernd frontal und schließlich im Schnitt 8 wieder dorso-volar. Die Richtung des größten Widerstandsmomentes liegt mit Ausnahme des Schnittes 6 in der dorso-volaren.

IV Experimentelle Untersuchungen der Knochenfestigkeit

a) Theoretische Vorbemerkungen über Festigkeitsuntersuchungen

Die Festigkeitsprüfung eines Werkstoffes muß den Werkstoff, hier den Knochen, entsprechenden Belastungen unter bestimmten Bedingungen aussetzen. Dabei werden folgende Krafteinwirkungen unterschieden: Zug, Druck, Biegung, Verdrehung und Abscheren. Das Verhalten eines Werkstoffes muß unter diesen verschiedenen Krafteinwirkungen geprüft werden, da es sehr häufig vorkommt, daß ein Stoff sich bei verschiedenen Belastungen auch unterschiedlich verhält. Eine weitere technische Prüfung betrifft eine örtliche Pressung. Dabei wird z. B. die Eindringtiefe einer Stahlkugel unter einer bestimmten Druckkraft und in einer bestimmten Zeit in die Oberfläche des Materials untersucht. Es handelt sich hierbei um eine Härteprüfung, die für den Knochen

von geringer Bedeutung ist. Härteprüfungen wurden von Rössle (1927) und Lexer (1928) durchgeführt.

Wird ein Probekörper einem Druck- oder Zugversuch unterworfen, so zeigt er eine bestimmte Längenänderung, die durchweg als Dehnung bezeichnet wird:

$$\varepsilon = \frac{\Delta l}{l_0} = \frac{\text{Verlängerung (Verkürzung)}}{\text{ursprüngliche Länge}}$$

Diese Dehnung geht zunächst bei nachlassender Belastung vollkommen zurück. Der zuständige Belastungsbereich wird als elastischer Bereich bezeichnet und durch die Elastizitätsgrenze begrenzt. Daß dabei auch eine Veränderung in querer Richtung stattfindet, eine Querkürzung, soll nur nebenbei erwähnt werden. Dehnung und Spannung sind in diesem Bereich in ihrem Verhältnis zueinander konstant (Hook'sches Gesetz): Dehnzahl:

$$\alpha = \frac{\varepsilon}{\sigma} = \text{const} \frac{\text{cm}^2}{\text{kg}}.$$

Da α durch die geringe Dehnung bei verhältnismäßig hoher Spannung sehr klein ist, wird der Kehrwert als Elastizitätsmodul angegeben:

$$E = \frac{1}{\alpha} \frac{\text{kg}}{\text{cm}^2}.$$

Wird die Spannung weiterhin gesteigert (Abb. 15), bleibt nach der Entlastung eine bleibende Dehnung zurück; es ist der plastische Bereich erreicht. Damit ist jenseits einer bestimmten Grenze σ_p , der Proportionalitätsgrenze, die Proportionalität zwischen σ und ε nicht mehr festzustellen (geringe Abweichungen sind z. T. schon vorher zu beobachten). Die bleibenden Dehnungen werden immer größer, und zwar schließlich ohne Laststeigerung. Damit ist die Streck-, Fließ- oder Quetschgrenze σ_s überschritten. Es folgt dann ein Bereich, in dem eine Verfestigung des Stoffes stattfindet. Er reicht bis zur Bruch- oder Zuggrenze σ_B , mit der die Zerrüttung des Materialgefüges beginnt. Das wiedergegebene Arbeitsdiagramm gilt für einen zähen Werkstoff, Flußstahl. Im Knochen liegt ein Stoff vor, bei dem die Belastung im Druckversuch bis zur Bruchlast stetig ansteigt. Ganz ähnlich verhält sich Holz, das ja ebenfalls ein faseriger Stoff ist. Die Bruchspannung σ_B wird als entsprechende Festigkeit des Werkstoffes bezeichnet; sie liegt bei verschiedenen Prüfungsverfahren auch verschieden hoch.

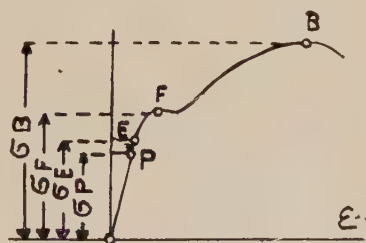


Abb. 15. Arbeitsdiagramm eines Zugversuches (nach Dreyer). Abszisse ε , Ordinate σ , vgl. Text

Bei technischen Konstruktionen darf die Belastung der Bauteile natürlich nie die Bruchspannung σ_B erreichen. Es wird ein gewisser Sicherheitsgrad verlangt. $\nu_B = \frac{\sigma_B}{\sigma_{\max}}$. Im vorliegenden Fall des Knochens kann durch Bestimmung von ν geprüft werden, ob berechnete Belastungen

als zutreffend angesehen werden können. Der Sicherheitsfaktor beträgt für spröde Stoffe, denen der Knochen entspricht, 1,8—3,0, bei Knickung 2,5—5,0, bei zähem Stoff 1,1—1,8. Er steigt bei einer wechselnden Knicklast auf 3,0—8,0. Für Holz wird mitunter 10 angenommen. Alle Angaben eines höheren Sicherheitsfaktors lassen vermuten, daß die Belastung nicht hinreichend bekannt ist.

Nach der Zeitdauer der Krafteinwirkung werden verschiedene Prüfverfahren unterschieden:

1. Wird die Belastung allmählich bis zum Bruch gesteigert, so liegt ein statischer Festigkeitsversuch vor.
2. Eine plötzliche Krafteinwirkung wird als Schlag-, Zug-, Stauch- bzw. Schlagbiegeversuch bezeichnet (dynamische Festigkeit).
3. Bei Dauerversuchen kann die allmähliche Ermüdung des Materials geprüft werden.
4. Es besteht die Möglichkeit, das Material einer Wechselbelastung auszusetzen und damit die sog. Schwingungsfestigkeit zu prüfen. Von einer Mittelspannung aus findet ein Spannungswechsel statt. Bei der Wechselfestigkeit σ_w ist $\sigma_m = 0$ und ein Lastspiel zu positiven und negativen Höchstwerten zu beobachten. Bei Schwellfestigkeit σ_{Sch} steigt die Spannung von $\sigma_m = 0$ nur in einer Richtung an. Durch den Lastwechsel tritt eine Zermürbung und eine Auflockerung des Materialgefüges auf, so daß es zu Ermüdungsbrüchen kommt. Daher ist die Wechselfestigkeit kleiner als die Schwellfestigkeit und diese wieder kleiner als die statische Festigkeit: $\sigma_w < \sigma_{Sch} < \sigma_B$.

In normalen Stütz- und Bewegungsspiel des Menschen dürfte es kaum zu dem millionenfachen Lastspiel kommen, das ein Versagen des Knochens durch Wechselbelastung zur Folge hat. Die Ermüdung der Muskulatur bildet einen natürlichen Schutz. Die erzwungenen Ruheperioden bringen auch eine Ruhe für das Gefüge des Knochens. Dagegen dürfen diese Verhältnisse eventuell bei konstitutionell oder krankhaft herabgesetzter Festigkeit des Knochens eine Rolle spielen, besonders vielleicht bei beruflicher Beanspruchung durch Maschinen. So hat z. B. Rehbein (1950) experimentell durch eine Wechsellast (1400 je Minute, Gesamteinwirkung 45—60 Minuten) an der Tibia des Hundes Erscheinungen erzeugt, die einer Osteochondritis dissecans weitgehend entsprechen.

Es muß von vornherein klar sein, daß bei Festigkeitsuntersuchungen des Knochens etwas andere Verhältnisse als bei technischen Materialien vorliegen. Von einem technischen Material wird eine bestimmte Festigkeit verlangt, wenn es in eine Güteklasse eingereiht werden soll. Das Erreichen bestimmter Eigenschaften wird also für technische Materialien gefordert und ist produktiv anzustreben. Beim Knochen sind diese Eigenschaften aber gegeben, und es ist anzunehmen, daß hierfür nicht nur eine bestimmte Variationsbreite überhaupt, sondern sicher auch Lebensalter, Geschlecht usw. eine Rolle spielen. Hinzu tritt das Problem,

daß die der Untersuchung zugänglichen Individuen meist nach einem Krankenlager verschieden sind. Das technische Material erhält weiterhin zur Festigkeitsuntersuchung eine genormte Form. Beim Knochen ist die Form jedoch gegeben. Das Herausschneiden gleicher Probekörper gibt zwar interessante Aufschlüsse, aber es ist zu bedenken, daß der Knochen als ganzes Organ in das Belastungsgeschehen eingeht. Auch Messerer (1880) meint, daß vornehmlich die Festigkeit des ganzen Knochens interessiert.

Aus Erwägungen, die in einer Veröffentlichung über die Belastung niedergelegt sind, wurden Biegebruchversuche angestellt. Versuche gleicher Art hat Messerer (1880) durchgeführt. Seine Meßwerte lassen sich rechnerisch weiter bearbeiten und wurden zusammen mit den eigenen Versuchen ausgewertet. Messerer hat im wesentlichen eine Biegerichtung bevorzugt. Hier wurden Biegungen in der Frontal- und Sagittalebene und in entgegengesetzter Richtung, d. h. von medial oder lateral bzw. von vorn oder hinten durchgeführt.

b) Untersuchungstechnik

Die Versuche wurden mit einer Werkstoffprüfmaschine der Firma Losenhausen, Düsseldorf, durchgeführt, die die Firma Hagenuk, Kiel, zur Verfügung stellte, wofür wir Herrn Dipl.-Ing. Scharenberg danken. Belastung P in kg und Durchbiegung f in mm wurden von der Maschine in einem Diagramm aufgezeichnet. Bruchlast und größte Durchbiegung konnten darüber hinaus an einem Dynamometer bzw. einer Meßuhr oder Meßplatte unmittelbar abgelesen werden. Die Biegerichtung wurde in den zwei Hauptebenen des Körpers eingestellt, der Frontalen und Sagittalen, und zwar einmal von lateral nach medial, dann von medial nach lateral in der Frontalen, in der Sagittalen von dorsal nach ventral und umgekehrt. Um diese Biegerichtungen zu gewährleisten, genügte die Auflagerung auf die vorhandenen Stützwalzen nicht. Es erfolgte daher das Einsetzen in eine dreieckige Nute, die ein Verdrehen oder Abrutschen des Knochens verhindert. Mitunter mußte die Lagerung bei Aufliegen auf einer Knochenkante jenseits der Nute noch durch Klemmbacken vor einem Verdrehen gesichert werden. Es ist bei diesen Versuchen ein Auftreten torquierender Kräfte nicht auszuschließen, deren Größe aber nicht beurteilt werden kann. Eine Verdrehung des Knochens konnte jedoch nur während der ersten Belastungsperiode beobachtet werden. Im weiteren Verlauf lag das Skelettstück fest. Da nun einmal die Größe der evtl. Torsion nicht bestimmt werden konnte und weiter im interessierenden Bruchbereich offensichtlich die Verdrehung gegenüber der Biegung zurücktritt, konnte dieser Faktor unberücksichtigt bleiben. Es wurde die statische Festigkeit geprüft mit einer durchschnittlichen Laststeigerung von $0,66 \text{ kg} \cdot \text{sec}^{-1}$.

L14 ♂ 79 Jahre

L15 ♀ 72 Jahre

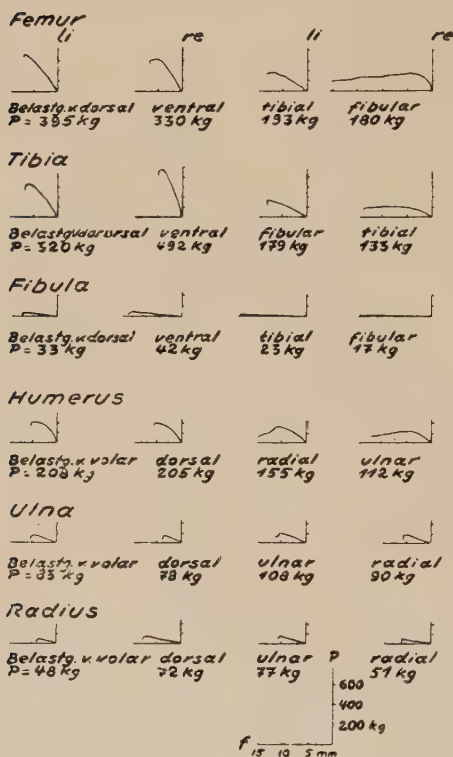


Abb. 16. Diagramme der Bruchversuche (L 14 ♂ 79 J., L 15 ♀ 72 J.). Durchbiegung f in mm, Belastung P in kg. Pause der von der Maschine aufgezeichneten Bruchdiagramme

c) Versuchsergebnisse der Biegebruchversuche

Femur: Biegeungsrichtung dorso-ventral

1. Li Femur L 14 ♂ 79 J. (Abb. 17), MbBr = 2760 kg · cm (Stützweite 28 cm, P 395 kg). σ Druckseite (dorsal): 1750 kg/cm², Zugseite (ventral): 1530 kg/cm². f: 6 mm. Diagramm P-f: annähernd geradlinig (d. h. proportional), jedoch im Sinne einer leichten Konvexität, die unmittelbar vor dem Bruch etwas deutlicher ist (Abb. 16).

Bruch in Form eines Schrägbruches, der vom Lastangriff schräg nach distal-ventral zieht. Auf der tibialen Seite geht von der Bruchlinie eine Fissur in das distale Bruchstück hinein, die nach ventral in der Gegend der Unterstützung ausläuft. Bruchoberfläche glatt.

2. Re Femur L 16 ♂ 41 J. MbBr = 6040 kg · cm (Stützweite 23 cm, P 1050 kg). σ Druckseite (dorsal) 1252 kg/cm², Zugseite (ventral) 1630 kg/cm². f: 6,6 mm. Diagramm P-f: angedeutet s-förmig, zunächst konkav, dann geradlinig und schließlich vor dem Bruch eine kleine Konvexität.

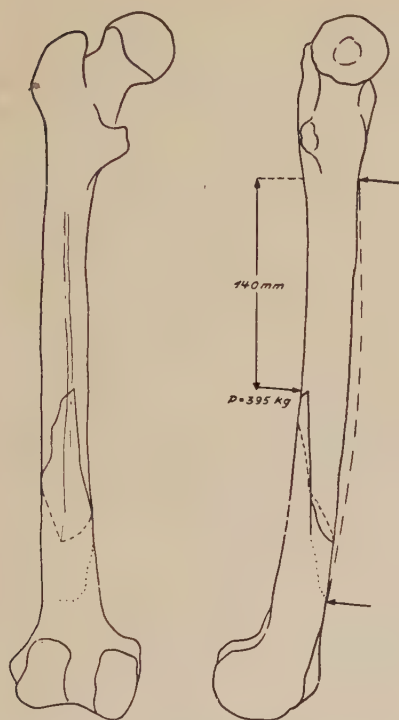


Abb. 17. Frontal- und Sagittalprojektion eines osteometrisch vermessenen linken Femurs (L 14 ♂ 79 J.). Stützweite 28 cm, Belastungsrichtung: dorso-ventral mit P: 395 kg, Stützung auf der ventralen Seite mit Pfeilen angegeben, Bezeichnung der halben Stützweite

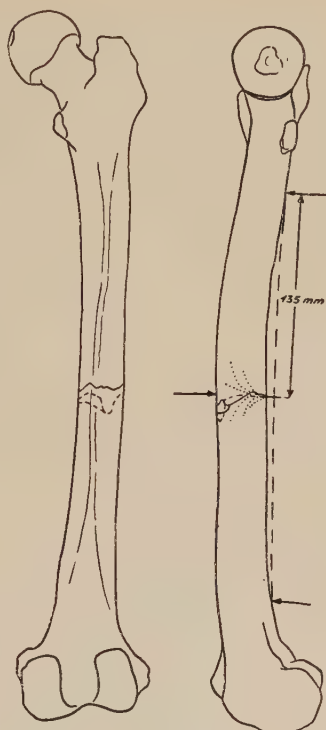


Abb. 18. Frontal- und Sagittalprojektion eines osteometrisch vermessenen rechten Femurs (L 14 ♂ 79 J.). Stützweite: 27 cm, Belastungsrichtung: ventro-dorsal mit P: 330 kg, Beschriftung s. Abb. 17

Querbruch an der Stelle des Lastangriffes. Aus dem proximalen Bruchende ist dorsal ein keilförmig nach proximal zulaufendes Stück herausgesprengt. Von der ventralen Seite gehen nach tibial und fibular zwei Fissuren. Bruchoberfläche glatt.

Femur: Bieigungsrichtung ventro-dorsal

Re Femur L 14 ♂ 79 J. (Abb. 18, 19), MbBr = 2225 kg · cm (Stützweite 27 cm, P 330 kg). σ Druckseite (ventral) 1120 kg/cm², Zugseite (dorsal) 1180 kg/cm². f: 5 mm. Diagramm P-f: der erste Anteil ist geradlinig bis konvex, dann unmittelbar vor Bruch in einer starken Konvexität übergehend in einen horizontalen bis absteigenden Teil (Fließbereich).

Unregelmäßiger Querbruch in Höhe des Lastangriffes. Aus dem distalen Bruchende ist ventral ein kleiner Keil herausgesprengt. Mehrere Fissuren breiten sich von der dorsalen Seite nach ventral, sowohl im proximalen wie distalen Bruchstück aus. Bruchoberfläche glatt.

Femur: Bieigungsrichtung tibio-fibular

1. Li Femur L 15 ♀ 72 J. MbBr = 1060 kg · cm (Stützweite 22 cm, P 193 kg). σ Druckseite (tibial) 971 kg/cm², Zugseite (fibular) 946 kg/cm². f: 7 mm. Diagramm P-f: zunächst annähernd geradlinig, dann wohl unmittelbar Übergang in einen Fließbereich.

Schrägbruch distal vom Kraftangriff in Richtung von tibial-proximal nach fibular-distal.

Anmerkung: Dieses Versuchsergebnis kann nur bedingt gewertet werden, die Lagerung auf den Unterstützungsflächen gelang sehr schlecht, auch nachdem die fibulare Kante im Bereich der Unterstützung mit der Feile leicht geglättet wurde. Es ist nicht unmöglich, daß die Bruchform hiermit in Zusammenhang zu bringen ist.

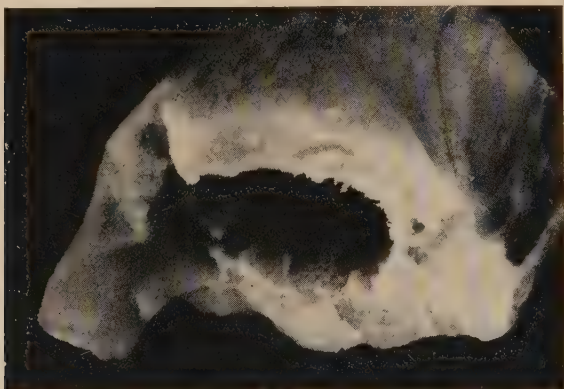


Abb. 19. Annähernd kristallin erscheinende Bruchfläche des proximalen Bruchendes eines rechten Femurs (L 14 ♂ 79 J.). Bruch bei Belastung ventro-dorsal (vgl. Abb. 18), Ansicht von tibial

2. Li Femur L 16 ♂ 41 J. MbBr = 4000 kg · cm (Stützweite 19 cm, wurde so eng gewählt, um eine sichere Lagerung zu erreichen; P 844 kg). σ Druckseite (tibial) 3500 kg/cm², Zugseite (fibular) 3250 kg/cm². f: 6 mm. Diagramm P-f: leicht s-förmig, ähnlich dem rechten Femur der gleichen Leiche (s. o.).

Unregelmäßiger Querbruch, Oberfläche glatt. Einmal kleine Fissuren von fibular in das proximale und distale Bruchstück hineingehend, zweitens größere Fissuren von der Crista femoris nach tibial und fibular im proximalen Bruchende.

Femur: Bieigungsrichtung fibulo-tibial

Re Femur L 15 ♀ 72 J. MbBr = 854 kg · cm (Stützweite 19 cm, P 180 kg). σ Druckseite (fibular) 855 kg/cm², Zugseite (tibial) 820 kg/cm². f: 3,3 mm. Diagramm P-f: kurzer Anstieg im Proportionalitätsbereich, dann langer Fließbereich. Bei 120 kg Last erstes Knistern. Von 180 kg langsames Absinken auf 160 kg, neues Knistern, Weitersinken auf 150 kg.

kurzer Anstieg auf 160 kg, dann Absinken bis zum endgültigen Durchbruch bei 118 kg.

Der Knochen ist auf der fibularen Seite eingedrückt, bis ca. auf die Hälfte des Querschnittsdurchmessers. Schrägbruch in Richtung von tibial-proximal nach fibular. Tibial bildet sich eine Ecke, von der aus eine Bruchlinie nach ventral weiter zieht. In dieser liegt im proximalen Stück ein Keil (Abb. 20). Die Bruchfläche ist faserig und unregelmäßig aufgerissen (Arthrosis deformans des rechten Hüftgelenks).



Abb. 20. Faserige Bruchfläche des proximalen Bruchendes eines rechten Femurs (L 15 ♀ 72 J.). Ansicht von tibial, Bruch bei Belastung von fibulotibial, P: 180 kg

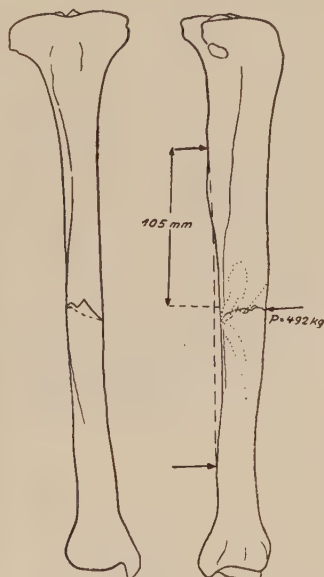


Abb. 21. Frontal- und Sagittalprojektion einer osteometrisch vermessenen rechten Tibia (L 14 ♂ 79 J.). Belastungsrichtung: ventro-dorsal, P: 492 kg, Stützweite: 21 cm, Beschriftung s. Abb. 17

Tibia: Bieigungsrichtung dorso-ventral

Li Tibia L 14 ♂ 79 J. MbBr = 1680 kg · cm (Stützweite 21 cm, P 320 kg). σ Druckseite (dorsal) 775 kg/cm², Zugseite (ventral) 1050 kg/cm². f: 5,5 mm. Diagramm P-f: auf einen Proportionalitätsbereich folgt ein kurzer Fließbereich mit anschließendem Bruch.

Querbruch in Höhe des Lastangriffes. Heraussprengen einer flachen Platte auf der dorsal-fibularen Seite um die Crista interossea herum, die auf die Facies fibularis hinaufreicht. Eine Fissurlinie geht vom ventralen Bruchspalt auf der Facies fibularis nach distal, eine zweite beginnt am tibialen Ende des herausgesprengten Stückes, verläuft auf der Fascies posterior des proximalen Bruchendes zur Crista interossea und erreicht noch die Facies fibularis.

Tibia: Belastungsrichtung ventro-dorsal

Re Tibia L 14 ♂ 79 J. (Abb. 21). MbBr = 2580 kg · cm (Stützweite 21 cm, P 492 kg). σ Druckseite (ventral) 1590 kg/cm², Zugseite (dorsal) 1320 kg/cm². f: 3,5 mm. Diagramm P-f: der aufsteigende Teil ist in den ersten zwei Dritteln annähernd geradlinig, mit einem scharfen Umbiegen ist der Übergang zum Fließbereich geschaffen.

Zackiger Querbruch, der von ventral nach dorsal und fibular nach tibial geneigt ist. Reichlich Fissuren, die vom dorsalen Zugbereich ausgehen und sowohl in das proximale wie distale Bruchstück hineinreichen. Bruchfläche glatt (Abb. 22).



Abb. 22. Annähernd kristallin erscheinende Bruchfläche des distalen Bruchendes einer rechten Tibia (L 14 ♂ 79 J.). Ansicht von fibular. Bruch bei Belastung von ventro-dorsal (vgl. Abb. 21)

Tibia: Belastungsrichtung tibio-fibular

Re Tibia L 15 ♀ 72 J. (Abb. 23). MbBr = 698 kg · cm (Stützweite 21 cm, P 133 kg). σ Druckseite (tibial) 1105 kg/cm², Zugseite (fibular) 1163 kg/cm². f: 5 mm. Diagramm P-f: nach einem kurzen Proportionalitätsbereich Übergang in eine lange Fließstrecke.

Die Tibia wurde ähnlich eingedrückt wie das oben für den rechten Femur derselben Leiche geschildert wurde. Hauptbruchfläche schräg geneigt von fibular nach tibial und von dorsal nach ventral. Eine zweite Bruchlinie geht von fibular über die Crista anterior auf die Facies anterior im proximalen Bruchstück, so daß ein keilförmiges, nicht voll herausgebrochenes Stück auf der tibialen Seite umgrenzt wird (Abb. 24). Eine Fissurlinie verläuft auf der dorsalen Seite des distalen Bruchendes. Bruchfläche unregelmäßig und faserig.

Tibia: Belastungsrichtung fibulo-tibial

Li Tibia L 15 ♀ 72 J. MbBr = 940 kg · cm (Stützweite 21 cm, P 179 kg). σ Druckseite (fibular) 1570 kg/cm², Zugseite (tibial) 1730 kg/cm². f: 7,5 mm. Diagramm P-f: annähernd geradlinig bis leicht konvex bis zum Eintreten des Bruches. Wenig von fibular nach tibial geneigter Schrägbruch mit geringer Auszackung. Bruchfläche zackig.

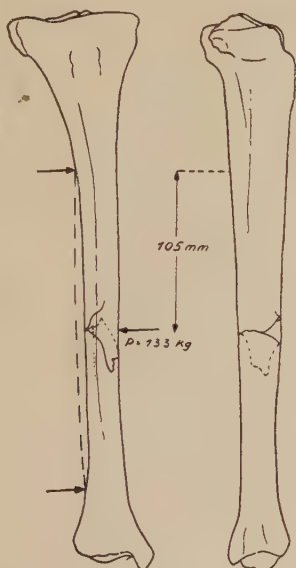


Abb. 23. Frontal- und Sagittalprojektion einer osteometrisch vermessenen rechten Tibia (L 15 ♀ 72 J.). Belastungsrichtung: tibio-fibular, P: 133 kg, Stützweite: 21 cm, Beschriftung s. Abb. 17

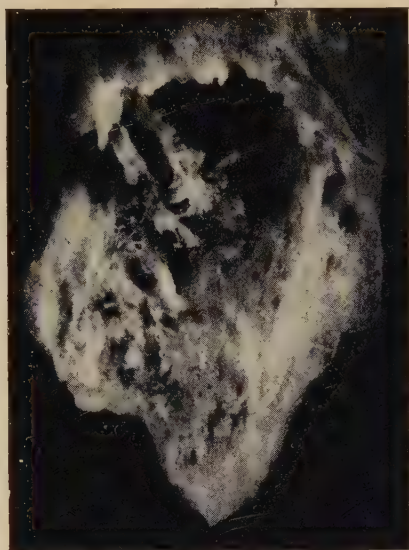


Abb. 24. Faserige Bruchfläche des proximalen Bruchendes einer rechten Tibia (L 15 ♀ 72 J.). Ansicht von fibular, Bruch bei Belastung von tibio-fibular (s. Abb. 20)

Fibula: Belastungsrichtung dorso-ventral

Li Fibula L 14 ♂ 79 J. MbBr = 214 kg · cm (Stützweite 26 cm, P 33 kg). f: 7 mm. Diagramm P-f: geradlinig bis zum Bruch. Glatter Querbruch.

Fibula: Belastungsrichtung ventro-dorsal

Re Fibula L 14 ♂ 79 J. MbBr = 273 kg · cm (Stützweite 26 cm, P 42 kg). f: 10 mm. Diagramm P-f: geradlinig bis zum Bruch. Glatter Querbruch.

Fibula: Belastungsrichtung tibio-fibular

Li Fibula L 15 ♀ 72 J. MbBr = 149 kg · cm (Stützweite 26 cm, P 23 kg). f: 13,5 mm. Diagramm P-f: geradlinig bis zum Bruch. Glatter Querbruch.

Fibula: Belastungsrichtung fibulo-tibial

Re Fibula L 15 ♀ 72 J. MbBr = 115 kg · cm (Stützweite 26 cm, P 17 kg). f: 14 mm. Diagramm P-f: geradlinig bis zum Bruch. Glatter Querbruch.

Humerus: Belastungsrichtung dorso-volar

Re Humerus L 14 ♂ 79 J. MbBr = 924 kg · cm (Stützweite 18 cm, P 205 kg). σ Druckseite (dorsal) 1620 kg/cm², Zugseite (volar) 1850 kg/cm². f: 5 mm. Diagramm P-f: kurzer gerader Proportionalitätsbereich, etwas längerer konvexer Fließbereich.

Bruch schräg geneigt von volar proximal nach dorsal distal zum Angriff der Kraft hin. Bruchfläche glatt.

Humerus: Belastungsrichtung volo-dorsal

Li Humerus L 14 ♂ 79 J. MbBr = 938 kg · cm (Stützweite 18 cm, P 208 kg). σ Druckseite (volar) 1315 kg/cm², Zugseite (dorsal) 1650 kg/cm². f: 3,8 mm. Diagramm P-f: dem vorigen ähnlich.

Schrägbruch von dorsal proximal nach distal volar zum Kraftangriff hin. Bruchfläche glatt.

Humerus: Belastungsrichtung ulno-radial

Re Humerus L 15 ♀ 72 J. MbBr = 505 kg · cm (Stützweite 18 cm, P 112 kg). σ Druckseite (ulnar) 2290 kg/cm², Zugseite (radial) 2050 kg/cm². f: 4,5 mm. Diagramm P-f: auf den Proportionalitätsbereich folgt ein langer absteigender Fließbereich.

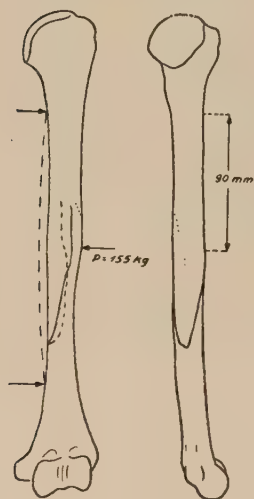


Abb. 25. Frontal- und Sagittalprojektion eines osteometrisch vermessenen linken Humerus (L 15 ♀ 72 J.). Belastungsrichtung: radio-ulnar, P: 155 kg, Stützweite: 18 cm

Bruchfläche zackig aufgerissen. Annähernd Schrägbruch mit Neigung von ulnar proximal nach radial distal. Eine Fissur verläuft vom Kraftangriffspunkt nach proximal, eine zweite auf der dorsalen Seite in der Nähe des Margo radialis ebenfalls nach proximal.

Humerus: Belastungsrichtung radio-ulnar

Li Humerus L 15 ♀ 72 J. (Abb. 25). MbBr = 698 kg · cm (Stützweite 18 cm, P 155 kg). σ Druckseite (radial) 2550 kg/cm², Zugseite (ulnar) 2960 kg/cm². f: 5 mm. Diagramm P-f: langer, leicht konvexer Proportionalitätsbereich, stark abfallender Fließbereich.

Schräge Infraktion, ulnar distal beginnend, auf die Facies dorsalis und volaris in Richtung der Crista tuberculi minoris hinziehend, über den Angriffspunkt der Kraft hinweg. Proximal vom Kraftangriff beginnt dorsal eine Fissur, die nach distal radial zieht und keine Beziehung zu den übrigen Bruchlinien hat.

Ulna: Belastungsrichtung dorso-volar

Re Ulna L 14 ♂ 79 J. MbBr = 312 kg · cm (Stützweite 16 cm, P 78 kg). σ Druckseite (dorsal) 2080 kg/cm², Zugseite (volar) 1730 kg/cm². f: 3 mm. Diagramm P-f: flacher Proportionalitätsbereich, sehr kurzer Fließbereich. Herausbrechen eines großen Teiles auf der volaren Seite, dem Kraftangriff entgegengesetzt, der um die Crista interossea herum liegt.

Hinzu tritt ein dorsal davon gelegener Schrägbruch, der proximal vom Kraftangriff beginnt und radial in dieser Höhe auf den Keil hinzieht, ulnar dagegen nach distal verläuft und in der Krafttrichtung auf den Keil umbiegt. Eine Fissur vom radialen Ende der schrägen Bruchlinie zieht in Richtung auf den Kraftansatz. Vom dorsalen Ende des Schrägbruches verläuft eine lange Fissur auf der Facies dorsalis nach

proximal über die Unterstützung hinweg. Dorsal ist ein kleiner Keil herausgebrochen, der beim Versuch verlorenging.

Ulna: Belastungsrichtung volo-dorsal

Li Ulna L 14 ♂ 79 J. MbBr = 332 kg · cm (Stützweite 16 cm, P 83 kg). σ Druckseite (volar) 2610 kg/cm², Zugseite (dorsal) 1830 kg/cm². f: 4 mm. Diagramm P-f: an den Proportionalitätsbereich schließt sich ein kurzer Fließbereich an.

Leicht geneigter Querbruch, und zwar so, daß am distalen Bruchende ein Teil der dorsalen Wand die übrige Bruchfläche überragt. Von hier geht nach radial und ulnar eine kurze Fissur in das proximale Bruchstück hinein. Eine weitere Fissur im proximalen Bruchende geht horizontal nach ulnar. Bruchfläche glatt.

Ulna: Belastungsrichtung ulno-radial

Li Ulna L 15 ♀ 72 J. MbBr = 378 kg · cm (Stützweite 14 cm, P 108 kg). σ Druckseite (ulnar) 2050 kg/cm², Zugseite (radial) 2580 kg/cm². f: 5 mm. Diagramm P-f: an den leicht konvexen Proportionalitätsbereich schließt sich unmittelbar der Bruch an.

Querbruch mit Stehenbleiben eines Stückes der dorsalen Wand im Zusammenhang mit dem distalen Bruchende. Eine kleine Fissur verläuft vom Kraftangriffspunkt auf die Facies dorsalis des dorsalen Bruchendes.

Ulna: Belastungsrichtung radio-ulnar

Re Ulna L 15 ♀ 72 J. MbBr = 315 kg · cm (Stützweite 14 cm, P 90 kg). σ Druckseite (radial) 2850 kg/cm², Zugseite (ulnar) 2463 kg/cm². f: 5 mm. Diagramm P-f: an den geradlinigen Proportionalitätsbereich schließt ein kurzer horizontaler Fließbereich an.

Schrägbruch von proximal volar nach distal dorsal und proximal ulnar nach distal radial geneigt. Eine kurze Fissur verläuft auf der Facies volaris im proximalen Bruchstück.

Radius: Belastungsrichtung dorso-volar

Re Radius L 14 ♂ 79 J. MbBr = 325 kg · cm (Stützweite 18 cm, P 72 kg). σ Druckseite (dorsal) 2080 kg/cm², Zugseite (volar) 2080 kg/cm². f: 7 mm. Diagramm P-f: annähernd geradliniger Proportionalitätsbereich, dem sich ein kaum abgesetzter Fließbereich anschließt.

Schrägbruch, der auf der Facies dorsalis mit einer horizontalen Linie distal vom Kraftangriff abschließt und proximal vom Kraftangriff bogenförmig um den Margo volaris herum geht. Von hier je eine Fissur auf die Facies radialis und volaris.

Radius: Belastungsrichtung volo-dorsal

Li Radius L 14 ♂ 79 J. MbBr = 216 kg · cm (Stützweite 18 cm, P 48 kg). σ Druckseite (volar) 1660 kg/cm², Zugseite (dorsal) 1990 kg/cm². f: 3,8 mm. Diagramm P-f: an den Proportionalitätsbereich schließt sich der Bruch an.

Annähernd Querbruch mit kleiner Zacke am Margo volaris und einer Fissur im proximalen Bruchstück von der Crista interossea auf die Facies dorsalis.

Radius: Belastungsrichtung ulno-radial

Li Radius L 15 ♀ 72 J. MbBr = 308 kg · cm (Stützweite 16 cm, P 77 kg). σ Druckseite (ulnar) 2310 kg/cm², Zugseite (radial) 2000 kg/cm². f: 5 mm. Diagramm P-f: an den Proportionalitätsbereich schließt sich unmittelbar der Bruch an.

Schrägbruch von radial proximal nach distal ulnar leicht geneigt.

Radius: Belastungsrichtung radio-ulnar

Re Radius L 15 ♀ 72 J. MbBr = 204 kg · cm (Stützweite 16 cm, P 51 kg). σ Druckseite (radial) 1022 kg/cm², Zugseite (ulnar) 1169 kg/cm². f: 5,8 mm. Diagramm P-f: an den Proportionalitätsbereich schließt der Bruch an.

Unvollständiger Schrägbruch mit Verbindung an der Facies radialis, über Margo volaris und dorsalis kurz ansteigend, dann nach distal zur Crista interossea.

d) Auswertung der Versuche

Zunächst erhebt sich die Frage, ob die hier durch Biegung erzeugten Frakturformen im Unfallgeschehen wiederzufinden sind. Nur in den seltensten Fällen ist es wohl möglich, über die Art der Krafteinwirkung anamnestisch einwandfrei Auskunft zu erhalten. Der Vergleich mit den Abbildungen 26, 27 zeigt, daß sowohl die Querbrüche mit einigen wenigen scharfen Graten vor-



Abb. 26. Röntgenaufnahme eines rechten Unterschenkels (Pat. C. J. ♂ Krankenhaus Wolfsburg) Bruch entspricht Abb. 21



Abb. 27. Röntgenaufnahme eines rechten Oberschenkels (Pat. L. H. ♂
21 J., Krankenhaus Wolfsburg), Bruch entspricht Abb. 18

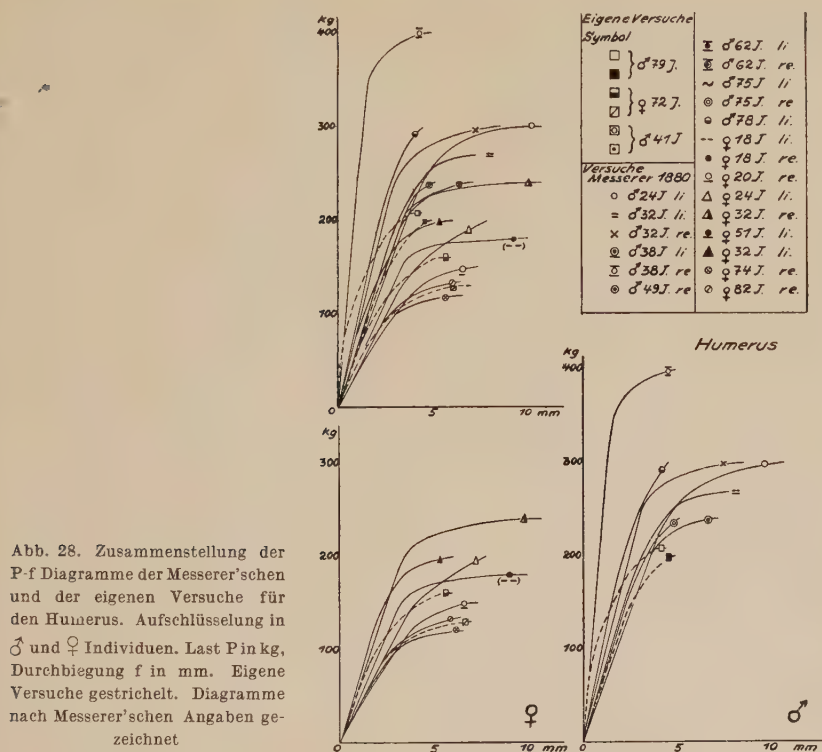
kommen wie auch der Schrägbruch mit Stehenbleiben einer Knochenspitze. Es kann daher wohl angenommen werden, daß die hier im Versuch erzeugten Bruchformen jenen weitgehend ähneln, die im Unfallgeschehen auftreten (vgl. über Bruchform und Bruchursache Haase und Richter 1936).

Auch bei sog. glatten Querbrüchen ist eine ganze Reihe von Fissuren anzutreffen, die sich dem röntgenologischen Nachweis am Lebenden wohl zum Teil entziehen. Es fällt auf, daß die Fissuren bei 10 Versuchen an der dem Kraftangriff entgegengesetzten Seite beginnen und dann nach proximal und distal ausstrahlen. Dadurch wird ein Keil abgezeichnet, dessen Basis am Kraftangriff, dessen Spitze in Kraftrichtung liegt. Messerer war der Meinung, daß ein derartiger Keil stets auftreten würde. Auch Haase (1936) und Evans (1951) beschäftigten sich mit diesem Phänomen. Bei zwei Versuchen war der Fissurenausgangspunkt

der Kraftangriff, bei 5 konnten zunächst keine Beziehungen zur Kraft festgestellt werden und bei den letzten 5 fehlten Fissuren überhaupt. Eine Deutung dieser Fissuren soll erst in einer späteren Veröffentlichung versucht werden. Ebenso wird dann auf die eigentümlich zerrissene Bruchfläche der rechten unteren Extremität der Leiche L 15 ♀ eingegangen.

Festigkeitsversuche haben das Ziel, zu allgemeinen Aussagen zu gelangen. Die Versuchsergebnisse müssen in einer Form ausgedrückt werden, die von der Versuchsanordnung unabhängig ist. Hierfür kommen folgende Angaben in Frage: Biegemoment M_b , Bruchspannung $\sigma_{b_{Br}}$ und Elastizitätsmodul E . Die Bruchlast in kg, wie sie z. B. Messerer (1880), Hirsch (1895) und Rauber (1876) aufführen, ist für Biegeversuche uncharakteristisch, da es bei dem Biegevorgang nicht auf die Last allein, sondern auch auf den Hebelarm ankommt.

Nun ist weiter damit zu rechnen, daß individuelle Faktoren eine große Rolle spielen. Sie können nicht durch Errechnung des arithmetischen Mittels bei mehreren Versuchen ausgeschaltet werden. Es ist wie an anderen Orten notwendig, den Versuch einer variationsstatistischen Untersuchung durchzuführen. Bei Einschluß der hierfür verwertbaren Versuche von Messerer und Rauber und unter Nichtberücksichtigung der Biegerichtung steht aber nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl zur Verfügung. Trotzdem wurde der Versuch unternommen, die Ergebnisse der Festigkeitsversuche variationsstatistisch zu untersuchen, um überhaupt einmal einen Eindruck zu gewinnen, ob auf diesem Wege brauchbare Aussagen zu erreichen sind. Die Auswertung geschah auf dem Wahrscheinlichkeitspapier von Daeves und Beckel (1948), so daß ein Zentralwert und ein oberer und unterer Grenzwert zu bestimmen sind. Eine variationsstatische Auswertung lag trotz des kleinen Materials aus folgenden Gründen sehr nahe. Die Messer'schen Versuche, die den hier durchgeführten in der Versuchsanordnung gleichen, lassen sich in ein Diagramm übertragen, dessen eine Achse die Durchbiegung f in mm und dessen andere die Kraft P in kg angibt (Abb. 28). Sämtliche (18) Biegeversuche am Humerus z. B. ohne Berücksichtigung der Biegerichtung stellen in diesem P - f -Diagramm ein Büschel dar, dessen einzelne Kurven je nach Steigung des Anfangsteiles in verschiedener Höhe in einen horizontalen Schenkel übergehen. Werden Männer und Frauen gesondert aufgetragen, so zeigt sich,



daß die Steigung der Diagramme bei den Männern steiler ist als bei den Frauen. Um 200 kg gibt es einen Überdeckungsbereich.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Bruchversuchen an den anderen Knochen. Beim Femur stehen die eigenen Versuche an dem Unfallmaterial L 16 ♂ 41 J. obenan. Dann folgt L 14 ♂ 79 J. Dagegen liegen die Werte der L 15 ♀ 72 J. an der unteren Grenze. Besonders der rechte arthrotische Femur zeigt ein vollkommen abweichendes P-f-Diagramm. Bei der Tibia wird der eine Versuch, Biegung von ventral-dorsal der L 14 ♂, von einem Manne 38 J. aus dem Messerer'schen Material erreicht. Bei Radius und Ulna liegen die eigenen Versuche im Messerer'schen Bereich oder an dessen unterer Grenze.

Diese Zusammenzeichnung der Versuchsprotokolle berechtigt, eine Variationsstatistik der Festigkeitsversuche durchzuführen. Es sollte nur geprüft werden, ob sich auf diesem Wege bedeutsame Differenzen herausarbeiten lassen, so daß eine weitere spezielle

Bearbeitung der Frage angebracht erscheint. Wie oben ausgeführt, ist die Bruchlast allein nicht charakteristisch, da noch der Hebelarm zu berücksichtigen ist, so daß nur das Bruchmoment einen vergleichbaren Wert ergibt. Das Bruchmoment wird nach $M_{Br} = \frac{P \cdot l}{4}$ berechnet, wobei l die Stützweite bedeutet. Die Bruchmomente des Humerus ergeben im Wahrscheinlichkeitsnetz (Abb. 29) eine abgeknickte Linie, so daß sich zwei Kollektive

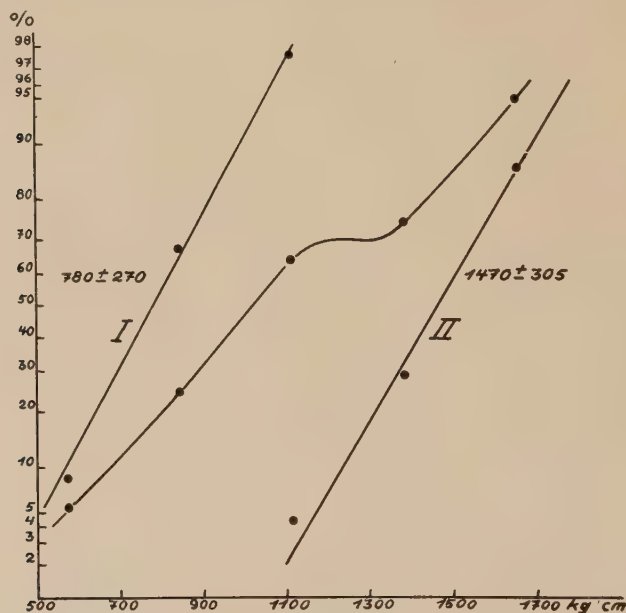


Abb. 29. Bruchmomente der Messerer'schen und eigenen Versuche im Wahrscheinlichkeitsnetz von Daeves-Beckel. 2 Kollektive

herausanalysieren lassen: Kollektiv I 780 ± 270 kg·cm und II 1470 ± 305 kg·cm.

Das Kollektiv I wird überwiegend von Frauen, II dagegen nur von Männern gebildet. Bei I sind 58,4% über 50 Jahre alt, bei II dagegen nur 28,6%. Die in der Tabelle 1 mitaufgeführte Biegerichtung kann kaum bewertet werden, da Messerer im allgemeinen eine Richtung bevorzugt hat, so daß die Anzahl der Versuche zu gering ist, um einen Vergleich durchzuführen. Der ursprüngliche Plan einer Berücksichtigung der Biegerichtungen mußte daher aufgegeben werden.

Tabelle 1

Bruchmomente in kg · cm: Aufschlüsselung der Kollektive

	♂	♀	vorn- hinten	hinten- vorn	innen- außen	außen- innen	über 50 J.
Femur (20)							
I: 40%	1(1)	7(2)	6(1)	—	1(1)	1(1)	6(3)
1525 ± 725	12,5%	87,5%	75%	—	12,5%	12,5%	75%
II: 55%	10(2)	1	7	3(1)	1(1)	—	5(1)
3175 ± 862,5	91%	9%	63,6%	27,3%	9%	—	45,5%
III: 5%	1(1)	—	—	1(1)	—	—	—
5160 ± 410	100%	—	—	100%	—	—	—
Tibia (17)							
I: 76,5%	5(1)	8(2)	3	1(1)	7(1)	2(1)	6(3)
1310 ± 640	38,5%	61,6%	23,1%	7,7%	53,8%	15,4%	46,2%
II: 23,5%	4(1)	—	3(1)	—	1	—	3(1)
2615 ± 160	100%	—	75%	—	25%	—	75%
Fibula (17)							
I: 17,6%	—	3(2)	—	—	1(1)	2(1)	2(2)
122 ± 51	—	100%	—	—	33,3%	66,6%	66,6%
II: 29,4%	1(1)	4	3	1(1)	—	1	4(1)
178 ± 58	20%	80%	60%	20%	—	20%	80%
III: 53%	8(1)	1	5(1)	—	—	4	3(1)
268 ± 85	88,9%	11,1%	55,6%	—	—	44,4%	33,3%
Humerus (19)							
I: 63,2%	2(2)	10(2)	9(1)	1(1)	1(1)	1(1)	7(4)
780 ± 270	16,7%	83,3%	75%	8,3%	8,3%	8,3%	58,4%
II: 36,8%	7	—	6	1	—	—	2
1470 ± 305	100%	—	85,7%	14,3%	—	—	28,6%
Ulna (16)							
I: 75%	4(2)	8(2)	1(1)	1(1)	9(1)	1(1)	7(4)
325 ± 87,5	33,3%	76,7%	8,34%	8,34%	75%	8,34%	58,4%
II: 25%	4	—	1	—	3	—	2
585 ± 115	100%	—	25%	—	75%	—	50%
Radius (16)							
330 ± 250	—	—	—	—	—	—	—
330 — 250	2(2)	8(2)	1(1)	1(1)	7(1)	1(1)	7(4)
62,5%	20%	80%	10%	10%	70%	10%	70%
330 + 250	6	—	—	1	5	—	2
37,5%	100%	—	—	16,8%	83,2%	—	33,3%

Erläuterung: Angabe der absoluten Zahlen, eigene Versuche in Klammern, und Prozentzahlen.

Für die weiteren Knochenelemente wird nur die tabellarische Zusammenstellung 1 der Kollektive angegeben, da sie am meisten aussagt. Für die Bruchversuche am Femur sind aus dem vorhandenen Material sicher zwei Kollektive aufzustellen: I 1525 ± 725 kg · cm und II $3175 \pm 862,5$ kg · cm. Das Kollektiv I mit dem kleineren Zentralwert bezieht sich überwiegend auf Frauen über 50 Jahre, das zweite Kollektiv (Zentralwert 3175 kg · cm) fast nur auf Männer (45,5 % über 50 Jahre). Aus dem Rahmen fällt das Unfallmaterial L 16 ♂ 41 J., bei dem MbBr 6040 kg · cm betrug. Im Rahmen der Kollektivaufschlüsselung ist hierfür ein Zentralwert von über 5000 kg · cm wahrscheinlich.

Das Bild, das am Humerus und Femur gewonnen wurde, wiederholt sich an der Tibia und der Ulna, wobei jeweils die Frauen im Kollektiv mit dem kleineren Zentralwert auftreten. Im Kollektiv mit dem höheren Zentralwert sind dagegen nur Männer enthalten. Bei der Fibula mußten sogar drei Kollektive aufgestellt werden. Das Kollektiv I 122 ± 51 kg · cm enthält nur Frauen, das zweite II 178 ± 58 kg · cm überwiegend (80 %) Frauen, das letzte III 268 ± 85 kg · cm dagegen überwiegend (88,9 %) Männer. Die Bruchmomente des Radius ergaben nur ein Kollektiv 330 ± 250 kg · cm. Die Frauen besetzen dann den Schwankungsbereich unter dem Zentralwert 330—250 kg · cm, die Männer liegen dagegen zum großen Teil über dem Zentralwert.

Die Literaturangaben über den Elastizitätsmodul E des Knochens schwanken sehr stark. Zunächst soll über die Ergebnisse der Biegeversuche berichtet werden, wobei wiederum die Messererschen Versuche mit einbezogen wurden, so daß 64 Versuche ohne Berücksichtigung der Fibula zur Verfügung standen. Der Elastizitätsmodul wurde berechnet nach $E = \frac{P \cdot l^3}{fJ \cdot 48}$ (P Kraft, f Durchbiegung, J Trägheitsmoment, l Stützweite). Der Elastizitätsmodul wird für den Proportionalitätsbereich angegeben, in dem das Hookesche Gesetz gilt: Die Dehnungen verhalten sich wie die Spannungen.

Für den Elastizitätsmodul E (Abb. 30) lassen sich drei Kollektive aufstellen, und zwar I $57\,000 \pm 23\,000$ kg/cm², II $129\,000 \pm 33\,000$ kg/cm², III $219\,000 \pm 37\,000$ kg/cm². Eine Aufschlüsselung ergibt Tabelle 2. Damit liegt die Masse der Versuche (82,3 %) im mittleren Kollektiv 129 000 kg/cm², wiederum sehr gleichmäßig um den Zentralwert verteilt. Auch die Beteiligung

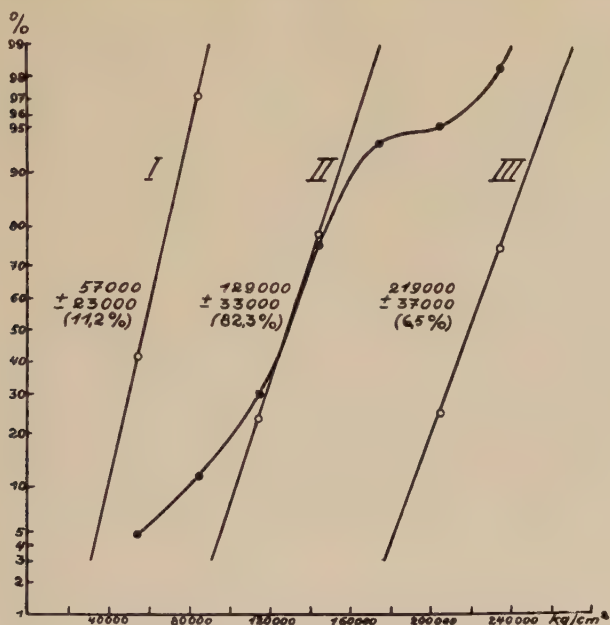


Abb. 30. Elastizitätsmodul E der Messerer'schen und eigenen Versuche im Wahrscheinlichkeitsnetz. 3 Kollektive

der Knochen an den beiden ersten Kollektiven geht annähernd parallel. Das letzte Kollektiv wird nur von der oberen Extremität (3 Humeri, 1 Ulna) gestellt. Hierfür kann ebensowenig eine Deutung gegeben werden wie für zwei nicht berücksichtigte Werte, li Radius L 15 ♀ 72 J. Biegerichtung innen-außen mit 324 000 kg/cm² und li Ulna der gleichen Leiche Biegerichtung innen-außen mit 325 000 kg/cm². Überhaupt wird sich zeigen, daß bei allen Werten einzelne sehr hohe Zahlen nicht berücksichtigt werden können.

In der Beteiligung der Geschlechter an den Kollektiven liegt bei den Männern über die Hälfte (52,9 %) im mittleren Kollektiv über dem Zentralwert 129 000 ± 33 000 kg/cm², bei den Frauen 53,6 % unter diesem Zentralwert. Für die Biegerichtung gilt das oben bei den Bruchmomenten Gesagte. Lebensaltermäßig befindet sich bis 45 Jahre die Masse über dem Zentralwert des mittleren Kollektivs, zwischen 45—60 Jahren gleichmäßig über dieses Kollektiv verteilt, jenseits 60 Jahren unter dem Zentralwert. Dabei ist die Beteiligung am ersten Kollektiv von 57 000 kg/cm²

auf 18,75 % angewachsen. Die Aufschlüsselung nach rechts-links ergibt für rechts den Schwerpunkt unter, für links über dem Zentralwert des mittleren Kollektivs.

Zum Vergleich möge der Elastizitätsmodul verschiedener technisch verwandter Stoffe angeführt werden (vgl. Tabelle 5). Demnach liegt der Elastizitätsmodul des Knochens berechnet aus Biegeversuchen für das mittlere Hauptkollektiv in der Größenordnung der Eiche und Weißbuche und etwas unter der unteren Grenze des Marmors.

In einer später durchzuführenden Diskussion über die Materialstruktur des Knochens wird noch darauf hinzuweisen sein, daß die Kenntnis des Materialzustandes im Augenblick des Bruches von besonderer Wichtigkeit ist. Bereits bei der Erörterung der Knickung, die bei Belastungsuntersuchungen erfolgt, ist das Verhalten während des Bruches oder unmittelbar davor in die Überlegung mit einzubeziehen. Deswegen soll nunmehr noch der Elastizitätsmodul jenseits des Proportionalitätsbereiches kurz vor dem Bruch dargestellt werden. Die Diagramme P - f (Kraft-Durchbiegung) zeigen verschieden deutlich nach dem Proportionalitätsbereich eine Art Fließbereich, d. h. eine zunehmende Dehnung ohne Kraftsteigerung. Da f wächst und P annähernd gleich bleibt oder nur wenig steigt, ist der Elastizitätsmodul kurz vor oder im Augenblick des Bruches kleiner als derjenige im Proportionalitätsbereich. Dieser Elastizitätsmodul soll als E^* bezeichnet werden.

Bei der variationsstatistischen Untersuchung von E^* (Abb. 31, 32) konnten drei Werte der L 15 ♀ 72 J. nicht mit einbezogen werden:

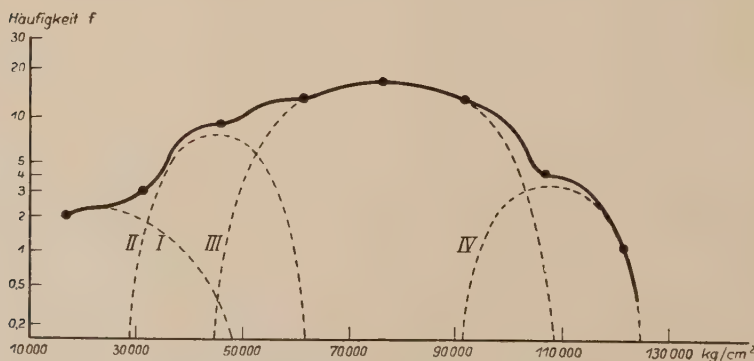


Abb. 31. Darstellung des Elastizitätsmoduls E^* der Messerer'schen und eigenen Versuche im Häufigkeitsdiagramm

rechte Ulna mit 204 300 kg/cm², linker Radius 214 000 kg/cm² und linke Ulna 373 000 kg/cm². Für die übrigen 61 Versuche konnten vier Kollektive aufgestellt werden: I 25 000 ± 16 000, II 45 000 ± 7 000, III 76 000 ± 17 000 und IV 109 500 ± 9 500 kg/cm². Das Kollektiv III umfaßt den größten Teil der Versuche (68,8 %), allerdings etwas weniger als das Hauptkollektiv II von *E*, das 82,3 % der Versuche enthielt. Die fehlenden 14,75 % erscheinen hier als Kollektiv II. Der Elastizitätsmodul *E** im Augenblick des Bruches ist 50 000 bzw. 84 000 kg/cm² kleiner als im Proportionalitätsbereich. Die Geschlechteraufschlüsselung weist nach, daß die Kollektive von *E** nicht denen von *E* entsprechen. Das Prinzip der Verteilung bleibt zwar gleich, die Masse der Männer liegt über, die der Frauen unter 76 000. Es ist aber eine prozentuale Verschiebung aufgetreten. Bei *E* liegen über 129 000 85,84 % der männlichen Knochen, bei *E** über 76 000 dagegen nur 64,75 %. Unter 129 000 kg/cm² erscheinen bei *E* 64,3 % der Frauen, bei *E**

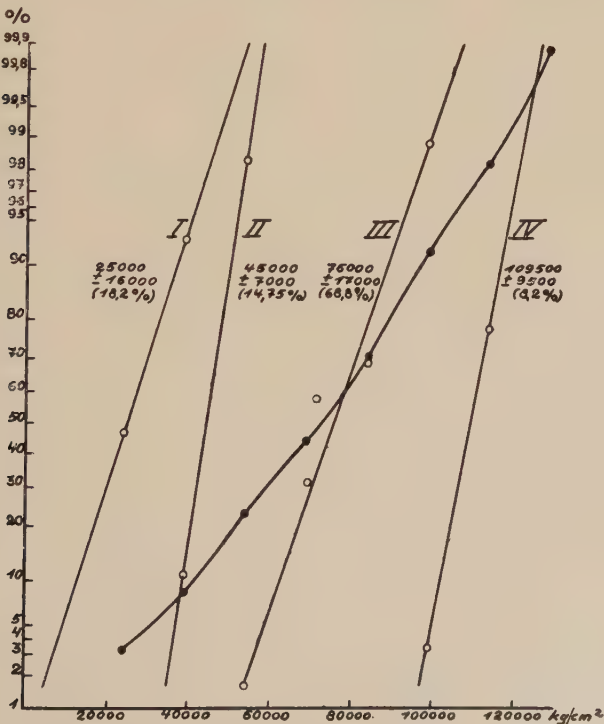


Abb. 32. Elastizitätsmodul E^* der Messerer'schen und eigenen Versuche im Wahrscheinlichkeitsnetz. 4 Kollektive

Tabelle 2 Elastizitätsmodul E und

Kollektiv				Fe- mur	Ti- bia	Hu- me- rus	Ra- dius	Ul- na		
E	1	570000	7	3	2	1	1	—	4	3
		± 23000	(11,2%)						(11,75%)	(10,7%)
	2	129000	26	7	8	7	2	2	11	15
		— 33000	(42%)						(32,3%)	(53,6%)
		129000	25	10	7	8	—	—	18	7
		+ 33000	(40,3%)						(52,9%)	(25%)
	3	219000	4	—	—	3	—	1	1	3
		± 37000	(6,5%)						(2,94%)	(10,7%)
E*	1	25000	5	2	3	—	—	—	1	4
		± 16000	(18,2%)						(2,84%)	(14,8%)
	2	45000	9	1	2	6	—	—	4	5
		± 7000	(14,75%)						(11,75%)	(18,5%)
	3	76000	21	6	5	10	—	—	7	14
		— 17000	(34,4%)						(20,6%)	(51,8%)
		76000	21	9	6	3	1	2	18	3
		+ 17000	(34,4%)						(53%)	(11,10%)
	4	109500	5	2	1	—	2	—	4	1
		± 9500	(8,2%)						(11,75%)	(3,7%)

unter 76 000 wesentlich mehr, nämlich 85,1 %. Es könnte also bereits die Folgerung daraus gezogen werden, daß die Knochen der Frauen im Vergleich zum Elastizitätsmodul in Proportionalitätsbereich überwiegend im Augenblick des Bruches einen geringeren, dagegen die Männer nur wenig mehr einen höheren Bruchelastizitätsmodul besitzen.

Die Verschiebung innerhalb der Kollektive zeigt auch die Beteiligung der einzelnen Skelettelemente. Femur und Tibia haben eine Tendenz zur Verschiebung in die Kollektive mit größerem Bruchelastizitätsmodul. Ein gleiches gilt für Radius und Ulna, wenn auf Grund des geringen Materials überhaupt eine Aussage gewagt werden kann. Der Humerus zeigt dagegen eine Verschiebung zu dem kleineren Bruchelastizitätsmodul. Bei der Altersaufschlüsselung ergeben sich bedeutsame Differenzen. Unter 30 Lebensjahren liegt die Masse (72,8 %) unter 76 000 kg/cm². Erst zwischen 30 und 45 Jahren kommt ein leichtes Überwiegen derjenigen Individuen, die über 76 000 aufsteigen. Zwischen 45 und 60 Jahren herrscht wieder Gleichstand und jenseits 60 eine Verschiebung zu niederen Werten. Die rechts-links Differenzen sind

Elastizitätsmodul E^* im Augenblick des Bruches

vorn — hint.	hint. — vorn	inn. — auß.	auß. — inn.	30	30—45	45—60	60	re	li
—	3	2	2	—	1 (7,7%)	—	6 (18,75%)	3 (9,1%)	4 (13,8%)
18	2	5	1	4 (36,4%)	2 (15,4%)	3 (50%)	17 (53,2%)	17 (51,6%)	9 (31,9%)
17	4	3	1	7 (63,6%)	9 (69,2%)	3 (50%)	6 (18,75%)	10 (30,3%)	15 (51,8%)
1	—	1	2	—	1 (7,7%)	—	3 (9,38%)	3 (9,1%)	1 (3,45%)
—	1	2	2	—	—	—	5 (16,1%)	2 (6,25%)	3 (10,35%)
6	1	1	1	3 (27,3%)	3 (23,1%)	—	3 (9,68%)	5 (15,6%)	4 (13,8%)
17	—	4	—	5 (45,5%)	3 (23,1%)	3 (50%)	10 (32,3%)	12 (37,5%)	9 (31%)
10	6	4	1	3 (27,3%)	6 (46,2%)	3 (50%)	9 (29%)	12 (37,5%)	9 (31%)
3	1	—	1	—	1 (7,7%)	—	4 (12,9%)	1 (3,1%)	4 (13,8%)

weitgehend verschwunden, wenn von dem großen Anteil der linken Knochen im letzten Kollektiv abgesehen wird.

Schließlich sind noch die Biegespannungen zu untersuchen, die als $\sigma_{b \max}$ die sogenannte Biegefestigkeit darstellen,

wobei $\sigma_{\max} = \frac{Mb}{W}$ ist. Die variationsstatistische Untersuchung macht fünf Kollektive (Abb. 33, 34, Tabelle 3) wahrscheinlich: I 1020 ± 200 kg/cm² (6,2%), II 1200 ± 100 kg/cm² (10,5%), III 1500 ± 140 kg/cm² (25%), IV 1780 ± 180 kg/cm² (48,3%), V 2150 ± 250 kg/cm² (10%). Das Kollektiv IV erscheint als das Hauptkollektiv.

In der Geschlechterverteilung enthält Kollektiv IV auch den größten Prozentsatz der Männer (45,5%). Von Kollektiv III zu I mit abnehmender Bruchspannung nimmt auch die Beteiligung der Männer ab. Auffällig besonders im Vergleich zu den Frauen ist, daß das Kollektiv V mit dem höheren Zentralwert 2150 kg/cm² etwas stärker (24,2%) besetzt ist als III mit 18,2%. Bei den Frauen ist das Kollektiv V wesentlich schwächer besetzt (7,41%), III dagegen stärker (25,9%). Auch die übrigen

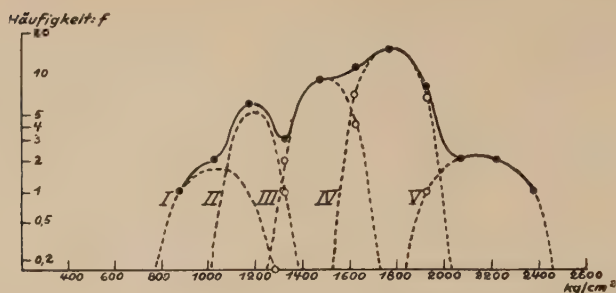


Abb. 33. Darstellung von $\sigma_{b \max}$ der Messerer'schen und eigenen Versuche im Häufigkeitsdiagramm

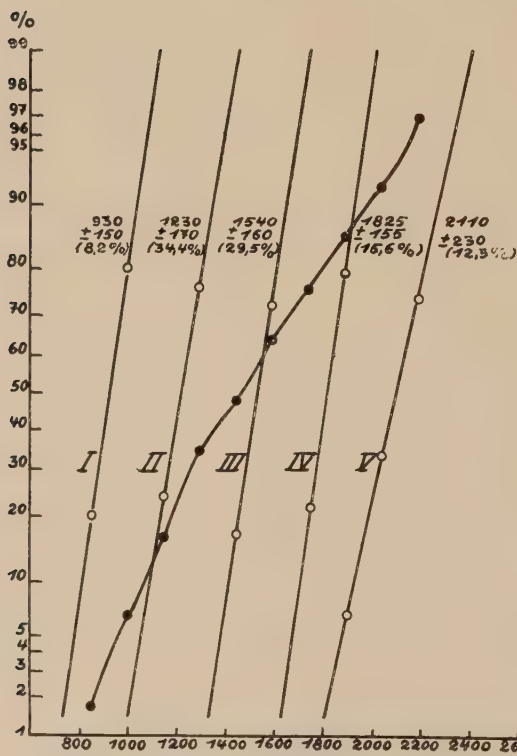


Abb. 34. Biegespannung $\sigma_{b \max}$ der Messerer'schen und eigenen Versuche im Wahrscheinlichkeitsnetz

Kollektive mit den kleineren Zentralwerten sind durch einen erheblichen Prozentsatz vertreten.

Die Rechts-links-Auflösung ergab nichts Besonderes, da jeweils Kollektiv IV als Hauptkollektiv auftritt. Dagegen er-

scheint das Bild der Altersverteilung der Beachtung wert, wenn bedacht wird, daß in den Klassen unter 60 Jahren nur annähernd die gleiche Anzahl Individuen wie über 60 zur Verfügung stand (29 gegen 31). Unter 30 Jahren tritt wohl schon Kollektiv IV stark hervor, aber III enthält noch 27,3%. Zwischen 30 und 45 liegt die Mehrzahl der Individuen in den Kollektiven IV und V, während zwischen 45 und 60 das Kollektiv IV die Masse der Individuen birgt. Über 60 Jahre treten nunmehr auch die Kollektive I und II mit den kleineren Zentralwerten (1020 bzw. 1200 kg/cm²) hervor.

In der Kollektivaufstellung konnten vier Werte ähnlich wie bei den vorigen nicht berücksichtigt werden: L 15 ♀ 72 J. Ulna links 2580 Bieigungsrichtung innen-außen, Ulna rechts 2850 Bieigungsrichtung außen-innen, Humerus links 2960 Bieigungsrichtung außen-innen und L 16 ♂ 41 J. Femur links 3500 kg/cm² Bieigungsrichtung innen-außen. Diese Tatsache spricht dafür, daß vorliegende Kollektivaufschlüsselung zu den Kollektiven mit höheren Zentralwerten hin unvollständig ist. Vor allem bei Berücksichtigung von L 16 ♂ 41 J., Unfallmaterial, ist zu vermuten, daß alle Festigkeitswerte zu niedrig sind, da sie an Knochenmaterial von Menschen gewonnen wurden, die nach einer Krankheit verstorben sind. Diese Tatsache dürfte auch die hohen Werte von L 15 ♀ 72 J. erklären, einem Suicid allerdings in hohen Jahren. Bei Unfall- oder Suicidmaterial aus den mittleren Jahren (30—45) würden aller Voraussicht nach höhere Festigkeitswerte gewonnen werden.

Unter Berücksichtigung der bisher untersuchten Werte kann zusammenfassend festgestellt werden, daß die Festigkeit der Knochen bis zum mittleren Lebensalter zunimmt, um zwischen 30 und 45 Jahren ihren Höchstwert zu erreichen. Dann erfolgt wiederum ein Absinken. Weiterhin zeigen die Frauen eine Verschiebung zu den niederen Werten, so daß sie entweder in der Hauptmasse in einem nächstniederen Kollektiv von den Männern aus gesehen erscheinen oder doch wohl der Schwerpunkt der Verteilung zu den niederen Festigkeitswerten verschoben wird. Es wird vermutet, daß die Altersdifferenzen sowohl mit der Strukturausbildung als auch mit der Mineralisation in Zusammenhang zu bringen sind. Wie in späteren Veröffentlichungen noch gezeigt wird, gewinnt die Strukturausbildung erst im mittleren Lebensalter einen gewissen Ab-

schluß. Bei Frauen finden sich dagegen noch in höherem Alter „jugendliche“ Merkmale, worauf die etwas geringeren Festigkeitswerte zurückgeführt werden könnten.

Die Art der Beziehungen zwischen Festigkeit und Struktur des Knochens, sowohl organisch als auch anorganisch, ist bisher noch ungeklärt und voraussichtlich sehr verwickelt auf Grund des diffizilen Knochenaufbaues. Über Strukturdifferenzen im Kollagenfaseraufbau in den verschiedenen Lebensaltern haben Heuler (1928), Amprino und Bairati (1936), Amprino (1937), Amprino und Sisto (1946/47) berichtet (vgl. auch Lacroix 1951). Weiterhin dürfte der Wassergehalt eine Rolle spielen. Mit zunehmendem Alter wird der Knochen wasserärmer (Brubacher 1890, Aron und Gralke 1925, Hammet 1925, Roche und Garcia 1936, Huggins 1937). Die Menge der organischen Substanz nimmt mit dem Alter prozentual ab (Radach 1931 nach Bucher 1935; vgl. Aron und Gralke 1925). Eine Veränderung des prozentualen Verhältnisses von P und N als Vertreter der anorganischen und organischen Substanzen bei Ratten, haben Roche und Garcia (1936) sowie Roche, Roche und Marcelet (1938) nachgewiesen. Altersdifferenzen in der Mineralstruktur wurden bereits von Schreyer (1833 nach Strelzoff 1874) und Brubacher (1890) angegeben. Neuere Untersuchungen z. T. unter Beachtung von Geschlechtsdifferenzen, wurden überwiegend an Ratten ausgeführt (Hammet 1925, Sherman und MacLeod 1925, Kramer und Shear 1927, Poud 1931, Roche und Garcia 1936, Roche, Roche und Marcelet 1938; vgl. weiter Henschen, Straumann und Bucher 1932, Policart und Roche 1937, Huggins 1937, Logan 1940, Benoit und Clavert 1943). Kreuzer (1932) hat experimentell am Meerschweinchen Festigkeitsdifferenzen für die verschiedenen Alterstufen nachgewiesen. Alle diese Veränderungen in der stofflichen Zusammensetzung des Knochens gehen den Festigkeitsveränderungen offensichtlich parallel, so daß die Annahme von Zusammenhängen naheliegt, wenn auch der Mechanismus im einzelnen ungeklärt ist. Die Behauptung von Häbler und Reiss (1936) für den Hund, daß für die Festigkeit keine Beziehung zu Alter, Gewicht, Kalzium- oder Feuchtigkeitsgehalt bestünde, ist nicht stichhaltig. Die Festigkeitsangaben dieser Autoren sind ungenügend, da sie nur die Biegekraft und Durchbiegung (P: f-Diagramm) berücksichtigen, nicht aber das Biegemoment und die Biegespannung bzw. Bruchspannung. Sie mußten auf Grund der unvollständigen Auswertung ihrer Versuche zu dem Schluß kommen, daß die Form der Knochen der entscheidende Faktor sei. Nach Mason (nach Aron und Gralke 1925) soll ebenfalls keine Beziehung zwischen Aschegehalt und Festigkeit bestehen. Es ist wohl anzunehmen, daß die Knochenfestigkeit ein Summenphänomen der organischen und anorganischen Komponenten in ihren jeweiligem Verhältnis zueinander und in ihrer strukturellen Anordnung darstellt. Die zum Senium hin abnehmende Festigkeit dürfte z. T. auf einer Demineralisation beruhen, die sich schließlich als senile Osteoporose manifestiert (vgl. Roche, Roche und Marcelet 1938, M. B. Schmidt 1937).

Wenn im allgemeinen bei Festigkeitsberechnungen mit der Maximalspannung gearbeitet wird, so wurde doch bereits darauf hingewiesen, daß die Festigkeit sich bei Zug und Druck sehr verschieden verhält, d. h. daß bei vielen Materialien Zugfestigkeit $\sigma_{z\max}$ und Druckfestigkeit $\sigma_{d\max}$ verschieden sind. Da derartige Unterschiede auch für den Knochen vermutet wurden, erfolgte noch eine variationsstatistische Untersuchung der im Augenblick des Bruches auftretenden Zug- und Druckspannungen (Abb. 35, 36), unabhängig davon, ob der entsprechende Wert auch die Maximalspannung darstellt.

Hierbei zeigte es sich, daß die Druckspannungen ebenfalls fünf Kollektive ergeben, deren Zentralwerte so geringe Differenzen gegenüber den Maximalspannungen σ_{\max} zeigen, daß wohl Gleichheit angenommen werden kann. Die Maximalspannungen werden aber nur zu 41,7 % von den Druckspannungen, dagegen zu 48,3 % von den Zugspannungen gestellt. Der hohe Anteil der Zugspannungen an den Maximalspannungen dürfte wohl zur Deutung der Verschiebung der Zentralwerte hinreichen. In diesem Zu-

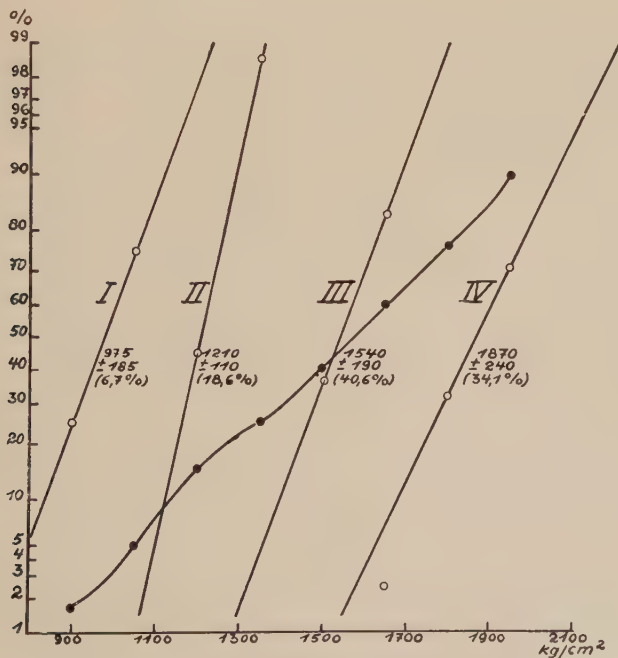


Abb. 35. σ_{zd} der Biege-Bruch-Versuche (Messner und eigene) im Wahrscheinlichkeitsnetz. 4 Kollektive

Tabelle 3. Maximalspannung $\sigma_{b \max}$, Zugspannungen σ_{bz} und

Kollektiv	Σ	Femur	Tibia	Humerus	Radius	Ulna	σ
$\sigma_{b \max}$	1	6	2	2	1	—	1
			(10,5%)	(11,77%)	(5,56%)	(25%)	(3,03%)
	2	5	1	1	3	—	3
			(5,26%)	(5,88%)	(16,67%)		(9,1%)
	3	13	4	4	5	—	6
σ_{bz}			(21,1%)	(23,5%)	(27,8%)		(18,2%)
	4	26	11	8	7	—	15
			(57,9%)	(47,1%)	(38,9%)		(45,5%)
	5	10	1	2	2	3	2
			(5,26%)	(11,7%)	(11,1%)	(75%)	(100%)
$\sigma_{b \bar{a}}$	1	5	2	1	2	—	1
			(10,53%)	(5,88%)	(11,11%)		(3,03%)
	2	10	2	5	2	1	5
			(10,53%)	(29,4%)	(11,11%)	(25%)	(15,15%)
	3	24	9	5	10	—	15
$\sigma_{b \bar{a}}$			(47,4%)	(29,4%)	(55,5%)		(45,45%)
	4	21	6	6	4	3	2
			(31,6%)	(35,3%)	(22,2%)	(75%)	(100%)
	1	5	2	2	—	1	—
			(10,55%)	(11,76%)		(25%)	
$\sigma_{b \bar{a}}$	2	21	9	6	6	—	10
			(47,4%)	(35,3%)	(33,3%)		(30,3%)
	3	18	5	5	7	1	—
			(26,3%)	(29,4%)	(38,9%)	(25%)	
	4	9	3	3	3	—	5
$\sigma_{b \bar{a}}$			(15,8%)	(17,65%)	(16,66%)		(15,15%)
	5	8	—	1	2	2	3
				(5,88%)	(11,1%)	(50%)	(100%)
							(15,15%)

sammenhänge wurde übrigens festgestellt, daß Messerer nicht immer die Maximalspannungen angibt. Die Spannungen wurden daher auf Grund seiner Angaben neu errechnet. Es ergibt sich eine Verschiebung in der prozentualen Beteiligung der Kollektive zwischen Druck und Maximalspannungen, indem bei den Druckspannungen Kollektiv II das stärkste (34,4%) darstellt und von Kollektiv III fast erreicht wird (29,5%). Es wird sich zeigen, daß bei den Zugspannungen dagegen die Kollektive mit den höheren Zentralwerten die Hauptmasse der Individuen enthält, eine Tatsache, die für die Deutung der Materialstruktur des Knochens von besonderer Bedeutung ist.

Druckspannungen σ_{bd} der Biegebruchversuche

♀	re	li	< 30	30—45	45—60	> 60
5 (18,5%)	4 (12,5%)	2 (14%)	—	—	—	6 (19,35%)
2 (7,41%)	4 (12,5%)	1 (3,57%)	—	1 (8,33%)	—	4 (12,9%)
7 (25,9%)	7 (21,9%)	6 (21,4%)	3 (27,3%)	—	4 (66,6%)	6 (19,35%)
11 (40,75%)	12 (37,5%)	14 (50%)	7 (63,5%)	9 (75%)	1 (16,66%)	9 (29%)
2 (7,41%)	5 (15,62%)	5 (17,85%)	1 (9,1%)	2 (16,66%)	1 (16,66%)	6 (19,35%)
4 (14,82%)	3 (9,38%)	2 (7,14%)	—	—	—	5 (16,13%)
5 (18,52%)	8 (25%)	2 (7,14%)	1 (9,09%)	1 (8,33%)	—	8 (24,8%)
9 (33,3%)	8 (25%)	16 (57,2%)	5 (45,45%)	5 (41,7%)	4 (66,6%)	10 (32,25%)
9 (33,3%)	13 (40,6%)	8 (28,6%)	5 (45,45%)	6 (50%)	2 (33,3%)	8 (24,8%)
3 (10,7%)	2 (6,25%)	3 (10,35%)	—	—	—	5 (15,63%)
11 (39,3%)	13 (40,6%)	8 (27,6%)	2 (18,2%)	3 (25%)	4 (16,6%)	12 (37,5%)
7 (25%)	10 (31,26%)	8 (27,6%)	6 (54,6%)	4 (33,3%)	2 (33,4%)	6 (18,75%)
4 (14,3%)	3 (9,28%)	6 (20,7%)	3 (27,3%)	3 (25%)	—	3 (9,38%)
3 (10,7%)	4 (12,5%)	4 (13,8%)	—	2 (16,7%)	—	6 (18,75%)

Im einzelnen können folgende Werte für die Druckspannungen angegeben werden: Kollektiv I 930 ± 55 (8,2%), II 1230 ± 170 (34,4%), III 1540 ± 160 (29,5%), IV 1825 ± 155 (15,6%), V 2110 ± 230 kg/cm² (12,3%).

Bei beiden Geschlechtern tritt eine Verschiebung zu kleineren Zentralwerten ein, und zwar ist bei Männern III wenig gegenüber II stärker (33,3 gegenüber 30,3%), während bei den Frauen II deutlich über III liegt (39,3% gegenüber 25,0%). Entsprechend dieser Schwerpunktsverlagerung enthält Kollektiv V noch 15,15% der männlichen, dagegen nur 10,7% der weiblichen Individuen.

In der Altersaufschlüsselung liegen unter 30 Jahren 54,6% im Kollektiv III, das aber dann zwischen 30 und 45 Jahren zugunsten der benachbarten II und III, aber auch des V. schwächer erscheint. Zwischen 45 und 60 Jahren überwiegt Kollektiv II, und jenseits 60 erscheint Kollektiv I. Damit treten bei den Druckspannungen ähnliche Verteilungsverhältnisse wie bei den

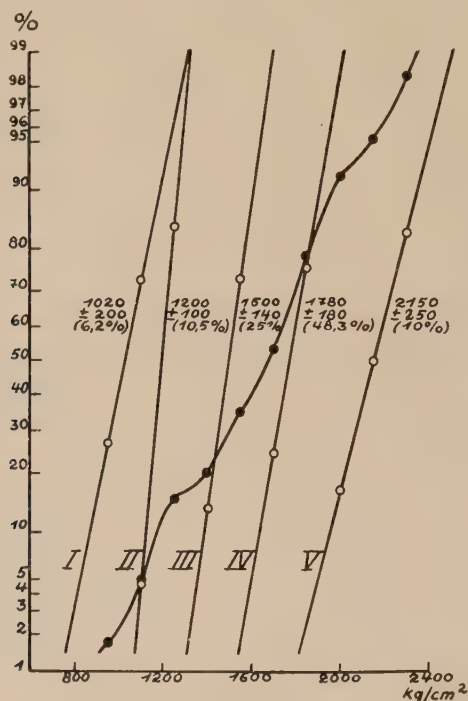


Abb. 36. σ_{db} der Biege-Bruch-Versuche (Messerer und eigene) im Wahrscheinlichkeitsnetz. 5 Kollektive

Maximalspannungen auf, nur um einen Kollektivzentralwert nach unten versetzt.

Bei den Zugspannungen konnten nur vier Kollektive wahrscheinlich gemacht werden, die mit ihren Zentralwerten den vier ersten Kollektiven der Druckspannungen entsprechen, während das fünfte Kollektiv fehlt. Es liegt jetzt eine ganz andere Verteilung auf die Kollektive vor: Kollektiv I $975 \pm 185 \text{ kg/cm}^2$ (6,7%), II 1210 ± 110 (18,6%), III 1540 ± 190 (40,6%), IV 1870 ± 240 (34,1%). Bei den Zugspannungen nehmen die Kollektive III und IV die Masse der Individuen auf. In diesen Kollektiven sind eine

Reihe von Maximalspannungen enthalten, die bei σ_{\max} die Kollektive IV und weniger III so stark machen.

In der Geschlechterverteilung sind bei den Männern Kollektive III (45,45 %) und IV (36,35 %) betont. Bei den Frauen erscheinen diese beiden Kollektive ebenfalls stark (33,3 %), aber die beiden darunter liegenden nehmen ebenfalls einen erheblichen Prozentsatz der Individuen auf (I 14,82 %, II 18,52 %), so daß die oben festgestellte Verteilung der Geschlechter auf die Kollektive bestätigt wird. Die Rechts-links-Aufschlüsselung zeigt für die rechten Extremitäten ein Überwiegen des Kollektivs IV, für die linken des Kollektivs III. Auch die Altersverteilung bestätigt die bisherigen Feststellungen.

Für eine spätere Deutung der Struktur, des sog. Materialaufbaues des Knochens, ist nunmehr zu diskutieren, inwiefern Druck- und Zugspannungen als Maximalspannungen auftreten. Dabei muß Klarheit darüber herrschen, daß die hier aufgeführten Spannungen „scheinbare“ Spannungen sind. Sie wurden unter Voraussetzung der klassischen Biegetheorie errechnet, nämlich 1. gerade Stabachse, 2. symmetrischer Querschnitt, 3. alle äußeren Kräfte wirken in der Symmetrieebene des Stabes senkrecht zur Stabachse, 4. der Knochen verhält sich nach dem Hookeschen Gesetz, 5. die Querschnitte behalten ihre ebene Gestalt bei, 6. die Schubspannungen dürfen gegenüber den Biegespannungen vernachlässigt werden. Zusätzlich wurde 7. angenommen, daß die Nulllinie, die Neutralschicht, durch den Schwerpunkt der Querschnittsfläche geht. Alle diese Voraussetzungen treffen nicht oder nur beschränkt zu. Rein mathematisch lassen sich diese Annahmen aber nicht umgehen. Eine experimentelle Klärung wäre wünschenswert, erfordert aber eine sehr umfangreiche Spezialuntersuchung mit erheblichen Hilfsmitteln und recht großem Material. Doch können die hiermit gewonnenen Ergebnisse in der späteren Erörterung der Materialstruktur gute Dienste leisten.

Auffällig ist dreierlei: 1. daß die Maximalspannungen überwiegend (58,3 %) von den Zugspannungen gestellt werden, 2. daß bei den Zugspannungen das Kollektiv mit dem größten Zentralwert um 2100 kg/cm² fehlt und daß 3. die Druckspannungen im Augenblick des Bruches im allgemeinen verhältnismäßig gering sind. Es liegt daher die Formulierung nahe, daß der Knochen auf Grund der Zugspannungen „reißt“.

Rauber (1876) hat kleine Würfel aus der Kompakta herausgeschnitten. Diese Würfel wurden z. T. frisch und erwärmt, z. T. trocken, z. T. in Richtung der Längsachse bzw. senkrecht dazu auf Druck belastet. Im ganzen stehen 86 Versuche zur Verfügung. Die variationsstatistische Untersuchung seiner Ergebnisse ergibt nunmehr bei den Spannungen vier Kollektive (Abb. 37), die den

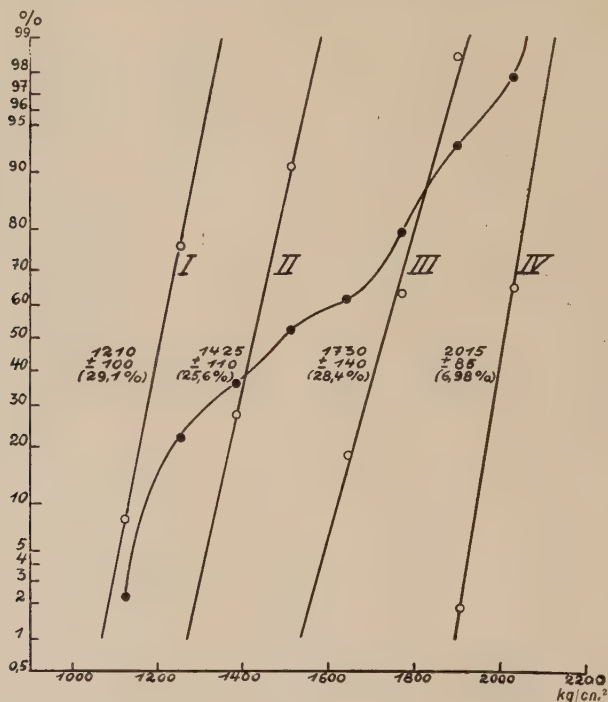


Abb. 37. Druckfestigkeit σ_d der Rauber'schen Versuche mit Würfelkompakta. 4 Kollektive

Druckspannungen bei den Biegeversuchen weitgehend entsprechen. Zu beachten ist, daß Rauber fast nur Männer untersucht hat (81 ♂, 5 ♀). Auch die prozentuale Verteilung innerhalb der Kollektive entspricht weitgehend der oben bei den Biegeversuchen aufgeführten: I 1210 ± 100 (29,1%), II 1425 ± 110 (25,6%), III 1730 ± 140 (28,4%), IV 2015 ± 85 (6,98%). Trotz der geringen Anzahl ist bei den Frauen Kollektiv I, bei den Männern Kollektiv III betont. Zwischen frischen und trockenen Probekörpern ist kein allzu deutlicher Unterschied festzustellen. Es wird bezweifelt, daß den prozentualen Anteilen der trockenen Körper im Kollektiv II und IV ein entscheidender Wert bei-

gemessen werden kann, da die prozentuale Verteilung auf die einzelnen Kollektive keine fortlaufende Reihe bildet, sondern II eher etwas zu gering vertreten erscheint. Schwierig liegt die Beurteilung ebenfalls bei der Druckrichtung, obwohl hierbei unter Druck senkrecht zur Knochenlängsachse Kollektiv I stark

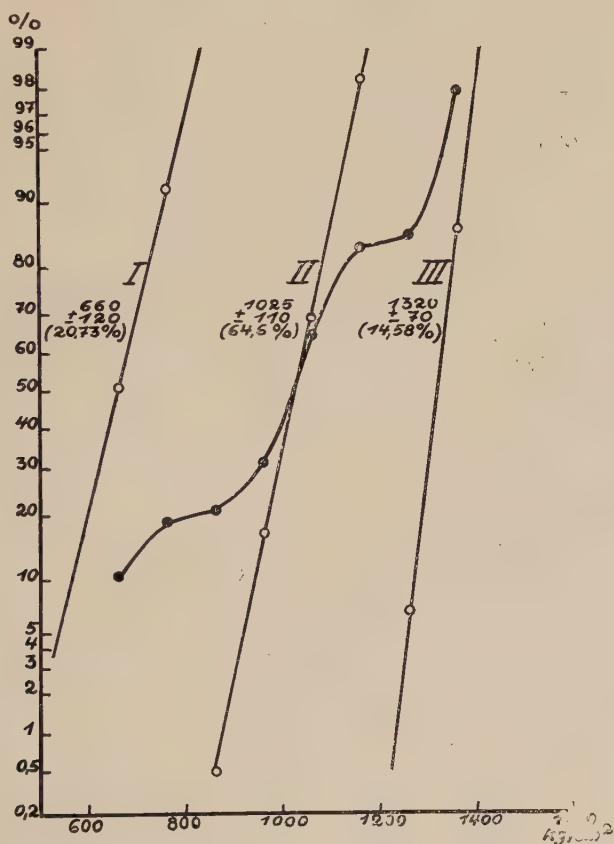


Abb. 38. Zugfestigkeit σ_z der Rauber'schen Versuche mit Knochenstäbchen. 3 Kollektive

(28,8 %) hervortritt, aber auch III umfaßt eine erhebliche Anzahl (35,3 %). Eine derartige Entscheidung könnte nur auf Grund genauer Kenntnis der Entnahmestelle erfolgen, um hier die strukturellen Verhältnisse wirklich eindeutig beurteilen zu können. Von den Hölzern her ist bekannt, daß wesentliche Unterschiede bei Belastung in Längsachse oder quer zur Achse vorhanden sind. Die faserige Struktur des Holzes verläuft eindeutig in der Stamm-

Tabelle 4 Aufschlüsselung der Kollektive der Druckspannungen σ_d

Kollektiv	Σ	Femur	Fibula	Humerus	Radius	Ulna
1	25 (29,1 %)	9 (20 %)	4 (23,5 %)	12 (50 %)		
2	22 (25,6 %)	10 (22,2 %)	2 (11,76 %)	10 (41,7 %)		
3	33 (28,4 %)	21 (46,65 %)	11 (64,7 %)	1 (4,17 %)		
4	6 (6,98 %)	5 (11,11 %)	—	1 (4,17 %)		

längsachse, die Osteonrichtung ist jedoch von Ort zu Ort verschieden (vgl. Knese, Ritschl und Voges 1954).

Weiterhin hat Rauber an Knochenstäbchen die Zugfestigkeit ermittelt (Abb. 38). Es stehen 48 Versuche zur Verfügung, die in drei Kollektive aufzugliedern sind: I 660 ± 120 (20,7 %), II 1025 ± 110 (64,6 %), III 1320 ± 70 kg/cm² (14,58 %). Die Zugfestigkeit ist wesentlich geringer als die Druckfestigkeit. Auffällig dürfte sein, daß hier ein Kollektiv mit dem Zentralwert 660 auftritt. Evans und Lebow (1951) geben für die Zugfestigkeit des Femur im proximalen Drittel 792, im mittleren Drittel 848 und im distalen Drittel 825 kg/cm² an. So könnten für die Spannungen ohne Rücksicht darauf, ob Zug- oder Druckspannungen oder Biegespannungen vorliegen, sechs Zentralwerte angenommen werden: I 650, II 1000, III 1200, IV 1500, V 1800, VI 2100 kg/cm².

Schließlich hat Rauber aus 31 Versuchen den Elastizitätsmodul berechnet. Hier lassen sich nur 2 Kollektive bilden: I $206\,500 \pm 18\,500$ (58,1 %), II $238\,000 \pm 13\,500$ kg/cm² (41,9 %). Der Wert des Kollektivs I würde dem sehr schwachen Kollektiv III der Biegeversuche entsprechen. In eigenen Druckversuchen an zwei Femora (♂ 54 J. und 70 J.), aufgeteilt in vier Viertel, beträgt E im arithmetischen Mittel 114 700 kg/cm².

Die ermittelten Festigkeitswerte sollen nunmehr mit technischen Angaben verglichen werden (Tabelle 5). Dabei zeigt sich, daß die Festigkeit des Knochens relativ hoch liegt und vor allem bei verschiedenartigsten Belastungen annähernd gleich ist. In der Zugfestigkeit kommt der Knochen in den Bereich von Kupfer und Duraluminium. Hinsichtlich der Druckfestigkeit liegt er zwischen den Mittelwerten von Sandstein und Diabas. In der

von Rauber (Würfelkompakta) (86 Versuche)

frisch	trocken	//	⊥	über 40 J.	♂	♀
14 (29,2 %)	11 (28,95 %)	15 (21,75 %)	10 (58,8 %)	17	22 (27,15 %)	3 (60 %)
16 (33,3 %)	6 (15,8 %)	21 (30,4 %)	1 (5,88 %)	8	20 (24,7 %)	2 (40 %)
17 (35,4 %)	16 (42,1 %)	27 (39,1 %)	6 (35,3 %)	15	33 (40,7 %)	—
1 (2,08 %)	5 (13,15 %)	6 (8,7 %)	—	1	6 (7,14 %)	—

Druckrichtung // = parallel zur Längsachse

⊥ = senkrecht auf Längsachse

Biegung (statische Biegefestigkeit!) erreicht er die Biegeschwingsfestigkeit (!) von Flußstahl, für den 1800 bis 1200 kg/cm² angegeben werden. Der Knochen übertrifft alle Hölzer an Biegefestigkeit, bei denen das höchste Mittel der Nußbaum (*Juglans regia*) mit 1190 hat, das Maximum erreicht bei der Rotbuche 1800 und der Kiefer 2060 kg/cm². Wenn auch gewisse Ähnlichkeiten mit dem Holz, einem biologischen Objekt, bestehen, so ist der Knochen dem Holz doch überlegen. Für Holz bestehen sehr erhebliche Unterschiede, ob die Belastung in Längsachse des Stabes oder senkrecht dazu erfolgt. Rauber war der Meinung, auch beim Knochen in der Belastungsrichtung gewisse Unterschiede feststellen zu können. Seine Angaben mußten auf Grund der variationsstatistischen Untersuchungen wenn auch nicht angezweifelt, so doch wesentlich eingeschränkt werden (vgl. Diskussion). Die Festigkeit bei Belastung quer zur Knochenlängsachse dürfte evtl. nur geringfügig kleiner sein als bei Belastung in Längsachse. Darin besteht ein entscheidender Unterschied zum Holz. Der Stamm eines Baumes hat die Last der Krone zu tragen, eine bei der Symmetrie der Krone annähernd zentrische Last. Im übrigen kommen durch äußere Einflüsse (Wind und Schnee) fast nur noch Biegebeanspruchungen in Frage, für die die Festigkeitswerte relativ hoch liegen. Dabei zeigen Bäume eine Biegelinie von einer halben Wellenlänge, wie sie bei einseitiger Einspannung durch Verwurzelung im Boden gegeben ist. Beim Knochen spielen quere Belastungen eine größere Rolle, nämlich die Zugwirkung im Bereich von Muskelansätzen und -ursprüngen. Infolge der Quer-

Tabelle 5 Festigkeitszahlen

	E	σ_z	σ_d	σ_b
Flußstahl	2000 000	3700		
	— 2150 000	— 4500		
Gußeisen	1300 000	2600		
	— 1100 000			
Kupfer (rein)	1250 000	1500		
hartgezogen)		— 2000		
Messing (gegossen)	800 000	1500		
Duraluminium	690 000	1600		
	— 720 000	— 2200		
Mineralien				
Basalt	970 000	196	3160	248
Buntsandstein	9000	14,5	260	25
	— 65 000			
Solnhofer Kalkstein	680 000	104	2290	180
Marmor	152 000	67	590	80
	— 800 000			
Natursteine				
Quarzporphyr			2600	
Basalt			2600	
Diabas			2200	
Sandstein			1000	
Kalk			1000	
Beton (Zug)	273 000	2,5		
	— 337 500	— 25		
Beton (Druck)	353 000		12,3	
	— 295 500		— 98,6	
Rotbuche //	160 000	1350	525	1050
(Fagus silvatica) \perp		70	90	
Birke //	165 000	1370	430	1250
(Betula verucosa) \perp		70	90	
Eiche //	130 000	900	540	910
(Quercus pedunculata bzw. sessiliflora) \perp		40	105	
Weißbuche	130 000	1070	660	1070
(Carpinus betula)				
Kiefer	120 000	1040	470	870
(Pinus silvestris)		30	77	
Schwarzpappel	88 000	770	370	550
(Populus nigra)				
Knochen	129 000 ¹	1025	1425	1780
		(1540	1210	
		— 1870	— 1730)	

Erläuterung: Technische Angaben der Hütte entnommen. Für den Knochen wurden die Zentralwerte der Hauptkollektive eingesetzt. // parallel zur Faser, \perp quer zur Faser.

¹ E für die Biegeversuche; für Zug liegt E höher, für Druck niedriger.

dehnung der Muskeln tritt ein Druck hinzu. Die vorliegende Untersuchung läßt für Belastungen senkrecht zur Längsachse des Knochens eine annähernd gleich hohe Festigkeit vermuten. Dem widersprechen eine Reihe von Angaben in der Literatur, auf die in der Diskussion eingegangen wird.

V Diskussion

Für die Diskussion der Trägheitsmomente liegen mit Ausnahme der bereits berücksichtigten Angaben von Grunewald (1920) Vergleichswerte nicht vor. Messerer hat die Trägheitsmomente nur für die Belastungsrichtung in seinen Versuchen bestimmt. Für die Knochenform in der Längsschnittgliederung sind dagegen Angaben von Mechanik (1928, 1929, 1930, 1932) zu verwenden. Mechanik (1928) hat aus dem äußeren Umfang A und dem inneren Umfang entsprechend der Markhöhle B einen Index berechnet: $C = \frac{A \cdot 100}{B}$. Dieser Index nimmt bei Verkleinerung der Markhöhle zu, bei Vergrößerung ab. Daraus sind, wenn auch nur bedingt, Rückschlüsse auf die Dicke der Kompakta zu ziehen. Für die Lebensalter stellt Mechanik fest, daß der Index zum mittleren Alter (32 bis 37 J.) hin zunimmt. Dann erfolgt eine Abnahme. Die Kompakta ist bei Männern stärker als bei Frauen. Dagegen weisen Frauen einen höheren Index auf. Die Parallelität dieser Angaben zu den hier variationsstatistisch ermittelten Festigkeitswerten ist auffällig. In der Längengliederung ergibt sich für den Femur (Mechanik 1928) der größte Index in der Querschnittshöhe 4 (Mechaniks Angaben wurden auf die topographische Längenbestimmung umgerechnet), für die Tibia (Mechanik 1930) Querschnittshöhe 5, den Humerus (Mechanik 1929) 6 und für die Fibula (Mechanik 1932) 4 und 8. Diese Angaben sind jedoch nicht ohne weiteres mit der gegebenen Dickenbeschreibung zu vergleichen, da sie auf Indexzahlen beruhen.

Die durchgeführten Bestimmungen der Flächenmomente reichen wegen der vorliegenden kleinen Anzahl für eine allgemeine Auswertung nicht aus. Sie wurden zur Berechnung der Festigkeitseigenschaften bestimmt. Das Ergebnis schien aber doch der Mitteilung wert zu sein, da sich im Vergleich mit Untersuchungen an Säugetierknochen (Ertelt, im Druck) einige bemerkenswerte Gesichtspunkte ergaben. Für die Säugetiere konnte festgestellt werden, daß die Differenz zwischen J_{\max} und J_{\min} an der Vorder-

extremität meist größer als an der hinteren ist. Diese Tatsache wurde darauf zurückgeführt, daß bei den Säugetieren die vordere Extremität vorwiegend eine Trag-, die hintere aber die Fortbewegungsextremität darstellt. In der Ausnutzung der Bodenunebenheiten sind für die hintere Extremität recht wechselnde Belastungsformen anzunehmen. Dabei fällt weiter auf, daß am Femur die Differenz zwischen J_{\max} und J_{\min} größer, bei der Tibia dagegen geringer ist. Auch das würde für die gegebene Deutung sprechen. Die Tibia fängt beim Abstoßen die wechselnden Belastungen auf. Sie werden weiterhin durch die Rotation im Kniegelenk ausgeglichen. Der Femur ist ein bewegender Teil, für den eine recht gleichartige Belastungsrichtung durch Muskelkräfte und Körpergewicht anzunehmen ist.

Beim Menschen liegen die Verhältnisse dagegen etwas anders. Hier ist die Differenz zwischen J_{\max} und J_{\min} beim Femur klein und bei der Tibia groß. Durch den bipeden Gang scheint die Belastung der Tibia recht einseitig zu erfolgen. Das Balancieren des darüber aufgetürmten Rumpfes, die sehr differenzierten und in wechselnder Richtung erfolgenden Bewegungen stellen offensichtlich an den Femur ebenso wechselnde Ansprüche. Eine Belastungsrichtung, nämlich die in der Sagittalebene, ist zwar durch ein größeres Trägheitsmoment betont, die anderen treten demgegenüber aber nur wenig zurück. Die Hauptbelastungsrichtung wird dann eindeutig, wenn eine größere Körperlast vorliegt (L 17) oder eine Abnahme der Knochenfestigkeit anzunehmen ist. Das dürfte bei dem rachitischen Femur der Fall sein (L 19). Bei beiden Individuen tritt eine größere Differenz zwischen J_{\max} und J_{\min} unter Bevorzugung der Sagittalebene auf. Im Verhältnis der einzelnen Knochen zueinander zeigen sich auch an der oberen Extremität einige Unterschiede zwischen Mensch und Vierfüßlern, Affen ausgenommen. Am Humerus finden sich die geringsten Differenzen zwischen J_{\max} und J_{\min} , an der Ulna mittlere und am Radius größere. Diese Tatsache wäre ebenfalls mit einer mehr allseitigen oder speziell ausgerichteten Belastung in Zusammenhang zu bringen. Es ist möglich, daß durch Beurteilung der Widerstandsmomente die Aussagen spezialisiert werden könnten. Jedoch wurde davon abgesehen, da es nicht angebracht schien, ohne Kenntnis der maximal belastenden Kräfte und der damit berechenbaren Spannungen noch weitergehende Schlüsse allein aus der Querschnittsform zu ziehen.

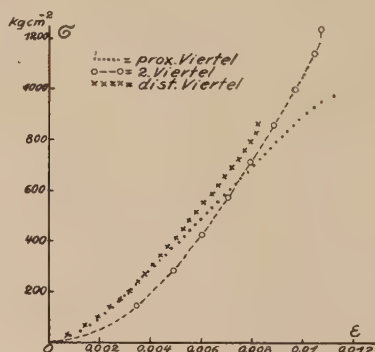
Die Auswertung der Festigkeitsversuche ist trotz der durchgeführten variationsstatistischen Analyse nicht einfach. Es mußte bereits darauf hingewiesen werden, daß der Knochen nicht alle Festigkeitsuntersuchungen zuläßt, vor allem nicht immer unter Bedingungen, die eine einwandfreie Beurteilung erlauben. Schließlich kann materialmäßig und in der Untersuchungstechnik nicht der Aufwand getrieben werden, der bei technischen Untersuchungen möglich ist. Wird von der absoluten Größe der Festigkeitswerte abgesehen, so tritt die Frage auf, welche Eigenschaften der Knochen im allgemeinen hat. Zur Beschreibung dieser Eigenschaften werden Begriffe gebraucht, die auch Haase (1936) für den Knochen diskutiert. Ein Stoff ist elastisch, wenn die unter der Belastung auftretende Verformung vollständig zurückgeht, plastisch, wenn ein Verformungsrest bleibt. Ein Körper ist zäh, wenn durch große innere Gleitfähigkeit eine große bleibende Verformung auftritt. Bei einem spröden Material tritt ein Trennbruch ohne jede Verformung auf. Die Frage nach der Eigenschaft eines Stoffes wird dadurch verwickelt, daß sich ein Stoff unter verschiedenen Belastungen auch verschieden verhalten kann.

Die Eigenschaften eines Materials sind aus dem Spannungs-Dehnungs-Schaubild zu entnehmen (z. B. Abb. 39). Im Druckversuch erweist sich der Knochen als spröder Stoff. Lastzunahme und Dehnung sind annähernd proportional bis zum Bruch. Diese Feststellung wird durch Göcke (1925), Hallermann (1935), Evans (1951) und z. T. Dempster und Liddicoat (1952) bestätigt. Rauber (1876, 61) gibt dagegen eine Proportionalität nur bis zur Grenze des ersten und zweiten Viertels seiner Festigkeit an. Dempster und Liddicoat bestimmen als Grenze die Hälfte der Bruchlast. Eigene Versuche lassen diese Grenze — wahrscheinlich topographisch verschieden — noch etwas höher vermuten (Abb. 39).

In vorliegenden Versuchen (Abb. 39) fällt die mangelnde Proportionalität im Anfangsteil auf. Die Kurve ist etwas durchgesunken; die Dehnung ist stärker als die Lastzunahme. Diese Erscheinung ist auch an den Diagrammen von Hallermann festzustellen. Es könnte angenommen werden, daß hier an den Druckflächen kleine Materialverschiebungen stattfinden, die zu einer oberflächlichen Verfestigung führen. Ähnlich Vorgänge im größeren Ausmaße hat Göcke (1925) für die Spongiosa beschrieben. Jedoch wäre auch eine andere Deutung möglich. Die Verschie-

bungen könnten in dem ganzen Probekörper und nicht nur an seiner Oberfläche zu einer Verfestigung führen. Wie bei Druck verhält sich der Knochen auch unter Zug (Göcke 1925, Hallermann 1935, Dempster und Liddicoat 1952). Bei Göcke und Dempster und Liddicoat zeigen die Diagramme von Anfang an Proportionalität bzw. erscheinen sie konvex aufgebogen, bei Hallermann haben sie dagegen die für Druck beschriebene Einsenkung. Diese Verschiedenartigkeiten können nicht ohne weiteres gedeutet werden. Eine Aufklärung wäre nur durch Versuche möglich, wobei nach jeder

Abb. 39. Spannungs-Dehnungsschaubild für Druckversuche an 3 Stücken aus dem Femur eines 54jährigen Mannes. Proximales Viertel: Höhe 6,19 cm, Bruchspannung $1000 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$. Zweites Viertel: Höhe 6,94 cm. Bruchspannung $1257 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$. Distales Viertel: Höhe 8,4 cm Bruchspannung $877 \text{ kg} \cdot \text{cm}^{-2}$



Laststufe in der Entlastung die bleibende Dehnung gemessen wird. In diesem Zusammenhang soll noch darauf hingewiesen werden, daß das Spannungs-Dehnungs-Schaubild von Sehnen anfangs eine ähnliche Durchsenkung zeigt. Rollhäuser (1951) führt diese Phase auf den Ausgleich der Sehnenwellung zurück.

Die kurze Umbiegung am Ende des Diagramms deutet an, daß der Knochen nicht vollkommen als spröder Stoff anzusprechen ist. Rauber und Dempster und Liddicoat haben die Abweichung von der Proportionalitätslinie viel größer angegeben (s. o.). Im Endbereich ist die Abweichung dagegen sicher. Sie ist auf Gleitungen bzw. Schiebungen innerhalb des Materials zurückzuführen, auf die auch Hallermann (1935, 357) hingewiesen hat. Jedoch kommt es nicht zu einer ausgesprochen plastischen Verformung.

Für die annähernd spröde Natur des Knochens spricht auch das Auftreten von Biegebrüchen. Im Biegeversuch kann sich der Knochen recht verschieden verhalten. Die P-f-Diagramme für den Femur des 41jährigen Mannes (L16) verlaufen in genau gleicher Weise, wie das oben für Druck beschrieben wurde. Bei dem 79jährigen Manne (L14) ist der Endbereich des Diagramms

etwas stärker umgebogen, bei der 72 jährigen Frau (L15), besonders an der rechten unteren Extremität, erheblich verlängert.

Die absoluten Werte für sämtliche Festigkeitsangaben variieren erheblich. Nur durch eine variationsstatistische Untersuchung kann eine Aussage gewonnen werden, der eine gewisse Allgemeingültigkeit zuerkannt werden darf. Für die Bruchmomente bestehen in der Literatur neben den verwandten Angaben von Messerer keine Vergleichswerte. Der in der Variationsstatistik umfaßte Bereich kann dadurch angegeben werden, daß von dem kleinsten Zentralwert zum unteren Grenzwert und vom größten zum oberen Grenzwert gegangen wird. Mit diesem Bereich können dann die übrigen Angaben der Literatur verglichen werden. Für den Elastizitätsmodul bei Biegung fehlen Angaben. Die von Hülsen (1898) bezeichnete Spanne für den Elastizitätsmodul bei Druck ist größer, als die hier auf Grund der Rauberschen Versuche errechnete. Die bei Evans (1951) wiedergegebenen Grenzen für nasse Stäbchen zeigen eine Verschiebung zu niederen Werten hin. Die Zahlen von Dempster und Liddicoat liegen weit unter dem hier festgestellten Bereich. Diese Werte wurden an mazeriertem Material gewonnen und können daher mit allen anderen, die an frischem festgestellt wurden, nicht verglichen werden. Die Zusammenstellung der Bruchspannungen, der sog. Festigkeit, gibt ein ähnliches Bild wie die des Elastizitätsmoduls.

Unsere Untersuchung zeigt, daß die Festigkeitswerte wie alle anderen experimentell gewonnenen Daten nur durch eine Variationsstatistik gedeutet werden können. Dabei ergibt sich, daß Mischverteilungen vorliegen. Eine Mischverteilung besteht dann, wenn in dem untersuchten „Urmaterial“ mehrere Normalverteilungen vorhanden sind, in die das Material durch die Analyse zerlegt werden muß (vgl. Daeves und Beckel 1948). Die Aufschlüsselung in Kollektive sowohl für die Bruchmomente wie den Elastizitätsmodul und die Bruchspannung läßt Alters- und Geschlechtssdifferenzen erkennen. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß bei größerem Material eine Verschiebung der Zentralwerte auftritt. Ebenso dürfte die prozentuale Aufschlüsselung ein ganz anderes Bild ergeben, wenn genügend Material aus den jüngeren und mittleren Jahren zur Verfügung steht. Vor allem ist eine wesentliche Verstärkung der Kollektive mit hohen Zentralwerten zu erwarten.

Die verschiedentlich ausgeführten Versuche an getrocknetem bzw. feuchtem Knochen (Rauber 1876, Messerer 1880, Hülsen 1898, Evans u. a 1951, Best und Taylor [nach Evans 1952], Dempster und Liddicoat 1952) könnten vielleicht an das Problem heranzuführen, ob sich der Knochen im Lebenden genau so verhält wie der Leichenknochen, der zur Untersuchung gelangt. Dieses Problem hat bereits Messerer (1880, 87) und Zuppinger (1904) sowie Henschen (1929) beschäftigt. In gleicher Richtung könnte evt. die Angabe von Calabrisi und Smith (1951) ausgewertet werden, daß Fixierung die Druckfestigkeit um 13% herabsetzt. Hierfür könnte eine geringfügige Entkalkung verantwortlich gemacht werden. Eine größere Wahrscheinlichkeit hat die Annahme für sich, daß durch die Fixierung das Gefüge der Kollagenfasern gestört ist.

Ungeklärt erscheint auf Grund der statistischen Überlegungen die Frage der Festigkeit bei Belastungen in verschiedener Richtung (s. o. Rauber). Auch Hülsen gibt bei Druckrichtung in Längsachse des Knochens 2059, quer dagegen 1549 kg/cm² als Bruchspannung an. Dempster und Liddicoat (1952) haben aufgezeigt, daß der Elastizitätsmodul bei radialer oder tangentialer Belastung 52% desjenigen in der Längsrichtung beträgt, bei der Druckspannung ist die Differenz etwas geringer, nur 63%. Diese immer wiederkehrende Angabe (vgl. für das Rind Toaiari 1938) und theoretische Überlegungen lassen Differenzen vermuten, die auf Grund weiterer Untersuchungen statistisch zu sichern sind. Maj und Toaiari (1937) machen für die Festigkeit in verschiedener Richtung das Verhältnis zwischen Lastrichtung und Verlauf der Kollagenfasern verantwortlich.

Durch Untersuchungen verschiedener Autoren sind topographische Unterschiede der Festigkeit wahrscheinlich gemacht worden, wofür auch eigene Versuche (vgl. Abb. 39) sprechen. Evans und Lebow (1951) stellen Unterschiede am Femur für verschiedene Höhen und Quadranten fest (s. o.). Calabrisi und Smith (1951) haben die Tibiadiaphyse topographisch untersucht. Olivo (1937) und Maj und Toaiari (1937) haben die verschiedene Festigkeit auf den verschiedenen Verlauf der Kollagenfasern zurückgeführt. Maj (1942) meint, weder die Größe, Form und Dichte der Osteone noch die Richtung der Kollagenfasern reichten hin, um die verschiedenen konstitutionellen und damit mechanischen Eigenschaften zu erklären. Maj nimmt an, daß hierfür Differenzen

in der chemisch-physikalischen Zusammensetzung der Kollagenfasern, Osseomucoide und Mineralsalze verantwortlich zu machen seien. Olivo (1937) kommt zum Schluß, daß der Widerstand gegen Biegung direkt proportional der Zahl der längsverlaufenden Kollagenfasern und umgekehrt proportional der querverlaufenden sei.

VI Zusammenfassung

An regelmäßigen geometrischen Figuren werden die Flächenmomente dargestellt und die Bedeutung der Querschnittsform des Knochens erörtert. Ein gehöhlter Querschnitt hat, verglichen mit der Material- (Flächen-) Abnahme gegenüber dem vollen Schnitt, verhältnismäßig große Flächenmomente. Das kreisgehöhlte Dreieck gibt in Flächenmomenten, der Spannungserhöhung durch den ausmittigen Ansatz der Muskeln am Umfang und den relativ großen Umfang die günstigsten Werte. Es wird darauf hingewiesen, daß die meisten Knochen im Bereich der Diaphyse mit Muskelansätzen einen annähernd dreieckigen Querschnitt haben. Zu den Gelenkenden hin wird der Querschnitt mehr kreisförmig oder elliptisch. Für die vorliegenden Knochenquerschnitte wurden die Trägheits- und Widerstandsmomente berechnet. Ebenso erfolgte eine kurze Beschreibung der Kompaktadicke auf der Länge eines ganzen Knochens. Es ist anzunehmen, daß die Richtung des größten Trägheitsmomentes mit der Hauptbelastungsrichtung zusammenfällt. Bei wechselnder Belastung findet sich ein geringer Unterschied zwischen J_{\max} und J_{\min} (z. B. Femur und Humerus), bei Bevorzugung einer Belastungsrichtung dagegen ein großer Unterschied (z. B. Tibia).

Unter Benutzung der Versuche von Messerer und Rauber sowie eigener Befunde werden der Elastizitätsmodul E und die Spannungen bei verschiedenen Belastungsformen variationsstatistisch untersucht. Sämtliche Werte stellen Mischverteilungen dar. Es lassen sich verschiedene Kollektive aufstellen, deren Zahlenwerte (Angabe des Kollektivs, das die größte Anzahl der Versuche enthält) betragen: Bruchmomente: Femur 1525 (40 %), 3175 (55 %), Tibia 1310, Fibula 268, Humerus 780, Ulna 325, Radius 330 kg · cm; Elastizitätsmodul für Biegung: 57 000, 129 000, 219 000 kg/cm²; Biegefestigkeit (Bruchspannung): 1020, 1200, 1500, 1780, 2150 kg/cm²; Würfel Festigkeit (Rauber): 1210, 1425, 1730, 2015 kg/cm²; Zugfestigkeit (Rauber): 660, 1025, 1320 kg/cm². Die Altersaufschlüsselung

zeigt, daß im mittleren Alter mit der größten Festigkeit zu rechnen ist, die Geschlechteraufteilung, daß die Frauen in ihren Festigkeitswerten etwas tiefer als die Männer liegen. Es wird vermutet, daß hierfür sowohl die verschiedenartige Struktur als auch die Mineralisation verantwortlich zu machen ist.

Schrifttum

- Aeby, C.: Über die verschiedene Widerstandsfähigkeit der Knochen im toten und lebenden Zustand. *Arch. Anat. usw.* **1874**, 510—512. — Amprino, R.: Transformations histologiques pendant l'accroissement et le remaniement du col du fémur après la naissance. *C. R. Ass. Anat.* **32** (1937), 19—35. — Ders.: e Sisto, L.: Analogies et différences de structure dans les différentes régions d'un même os. *Acta Anat.* **2** (1946), 202—214. — Ders.: Relations entre la structure et la physiologie de l'os. *Ann. Soc. Royale Sc. Méd. et Nat. de Bruxelles* **4** (1951) 209—225. — Ders.: and Engström: Studies on x-ray absorption and diffraction of bone tissue. *Acta Anat.* **15** (1952), 1—22. — Ders.: und A. Bairati, Processi di ricostruzione e di riassorbimento nella sostanza compatta delle ossa dell'uomo. *Z. Zellforschg.* **24** (1936) 439—511. — Aron, H. und R. Gralke, Knochen in Oppenheimer Hdbch. *Biochem.*, 2. A., IV, 222—250, Jena 1925. — Bach, C.: Elastizität und Festigkeit, 8. Aufl. Springer, Berlin 1920. — Benoit, J. et Clavert, J.: Etude histologique de l'ossification folliculinique chez les oiseaux. *Bull. hist. appl.* **20** (1943), 25—42. — Best, H., und N. B. Taylor: *The Physiological Basis of Medical Practice* (5th ed. 1—1330, Williams and Wilkins, Baltimore 1950 (nach Evans 1952)). — Brubacher, H., Über den Gehalt an anorganischen Stoffen, besonders an Kalk in den Knochen normaler und rachitischer Kinder, *Z. Biol.* **27** (1890) 517—549. — Bucher, R., *Knochensystem in Med. Kolloidlehre*, herausg. von Lichtwitz, Liesegang und Spiro, Dresden und Leipzig 1935. — Calabrisi, P., and F. C. Smith: The effects of embalming on the compressive strenght of a few specimens of compact human bone. *Naval Med. Res. Inst. Project. NH/R-NM 001 056.02 MR-51-2: 1-3.* — Carothers, C. O., Smith, F. C., and P. Calabrisi: The elasticity and strength of some long bones of the human body. *Naval Med. Res. Inst. Project. NM 001 056.02. 13,1-18* (1949). — Chmelka, F., und E. Melan: Einführung in die Festigkeitslehre, 2. Aufl. Springer, Wien 1947. — Daeves, K., und A. Beckel: Großzahlforschung und Häufigkeitsanalyse. Verlag Chemie, Berlin 1948. — Dempster, W. T., und R. T. Liddicoat: Compact Bone as a Non-isotropic material. *Amer. J. Anat.* **91** (1952) 331—362. — Dreyer, G.: *Festigkeitslehre und Elastizitätslehre*, 7. Aufl. Jänecke-Verlag, Leipzig 1950. — Ertelt, W.: Körpergröße und Knochenstruktur bei Säugetieren, *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* (im Druck). — Evans, F. G., und H. R. Lissner: „Stresscoat“ deformation studies of the femur under static vertical loading. *Anat. Rec.* **100** (1948) 159—190. — Evans, F. G.: Deformation studie

of the femur under Dynamic vertical loading. *Anat. Rec.* **101** (1948) 225—241. — Ders.: Studies of femoral deformation. *Stanford Med. Bull.* **6** (1948) No. 3, 374—381. — Evans, F. G., H. E. Pedersen und H. R. Lissner: The role of Tensile Stress in the Mechanism of Femoral Fractures. *J. Bone Surg. (Am.)* **33 A** (1951) No. 2, 485—501. — Evans, F. G.: Regional Differences in some of the Physical Properties of human femur. *J. Appl. Physiol.* **3** (1951) 563—572. — Ders.: Stress and strain in the long bones of the lower Extremity. *Amer. Acad. Orthop. Surg.* **18** (1952) 264—271. — Evans, F. G., und M. Lebow: The strength of human compact bone as revealed by Engineer Technics. *Amer. J. Surg.* **83** (1952) 326—331. — Evans, F. G., John F. Hayes and Joel E. Powers: „Stresscoat“ deformation studies of the human femur under transverse loading. *Anat. Rec.* **116** (1953) 171—188. — Föppl, A.: Vorlesungen über Technische Mechanik, III. Festigkeitslehre, 15. Aufl. Oldenbourg, München 1951. — Föppl, A. und L.: Drang und Zwang. Oldenbourg, München, I (1920), II (1944), III (1947). — Gebhardt, W.: Die spezielle funktionelle Anpassung der Röhrenknochendiaphyse. *Arch. Ent. Mech.* **30** (1910) 516—534. — Ghillini, C.: Die Pathogenese der Knochendeformitäten. *Z. orthop. Chir.* **6** (1899) 589—603. — Ghillini und Canevazzi: Über die statischen Verhältnisse des menschlichen Skelettes. *Z. orthop. Chir.* **8** (1901) 178—202. — Göcke, C.: Das Verhalten spongiöser Knochen im Druck- und Schlagversuch. *Verh. dtsch. Orthop. Ges.* 20. Kongr. **1925**, 114—129. — Graf, A.: Über die Architektur rachitischer Knochen. *Z. orthop. Chir.* **3** (1894) 174—196. — Grunewald, J.: Die Beanspruchung der langen Röhrenknochen des Menschen. *Z. orthop. Chir.* **39** (1920) 27—49, 129—147, 256—286. — Haase, W., und Richter: Knochenbrüche, beurteilt nach den Grundsätzen und Erkenntnissen der technischen Mechanik. *Arch. orthop. Chir.* **36** (1936) 541—556. — Haase, W.: Technisch-physikalische Untersuchungen an Knochenbrüchen. *Bruns Beitr.* **164** (1936) 243—263. — Ders.: Schubebene und Zerrüttungszone beim Knochenbruch. *Arch. orthop. Chir.* **37** (1937) 592—599. — Häbler, C. und O. Reiss, Experimentelle Untersuchungen über die Festigkeit des Knochens im normalen und im Zustand der Bruchheilung. *Dtsch. Z. Chir.* **246** (1936) 486—493, 760—772. — Hirsch, H. H.: Die mechanische Bedeutung der Schienbeinform. Berlin 1895. — Ders.: Über eine Beziehung zwischen dem Neigungswinkel des Schenkelhalses und dem Querschnitt des Schenkelbeinschaftes. *Anat. H.* **11** (1899) 671—679. — Hallermann, H.: Die Beziehungen der Werkstoffmechanik und Werkstoff-Forschung zur allgemeinen Knochenmechanik. *Verh. dtsch. orthop. Ges.* 29. Kongr. **1934**, 346—360. — Hammet, F. S.: A Biochemical Study of Bone Growth. (I—III). *J. Biol. Chem.* **64** (1925), 409—428, 685—692, 693—696. — Haycroft: The elasticity of animal tissues. *J. Physiol.* **31** (1904) 392—409. — Henschen, L.: Die Festigkeitsverhältnisse und die Ermüdbarkeit des lebenden Knochens. *Anh. klin. Chir.* **157** (1929) 193—196. — Ders.: Straumann, Bucher: Ergebnisse röntgenspektrographischer Untersuchungen an Knochen. *Dtsch. Z. Chir.* **236** (1932) 485—514. — Heuler,

K. M.: Besteht eine Korrelation zwischen Alter und Knochenstruktur? *Z. Zellf.* **7** (1928), 41—54. — Hülsen, C.: Spezifisches Gewicht, Elastizität und Festigkeit des Knochengewebes. *Bull. Lab. Biol. St. Petersburg* **1** (1890) 7—39 [nach J. Schaffer: *Jber. Anat. u. Entw.-gesch.* **4** (N. F.) (1898) 146]. — Hütte: *Des Ingenieurs Taschenbuch*, 27. Aufl., Ernst und Sohn, Berlin 1947. — Huggins, C. B.: The Composition of Bone and the Function of the Bone Cell. *Physiol. Rev.* **17** (1937), 119—143. — Knese, K. H., Ritschl, J. und Voges, D.: Quantitative Untersuchung der Osteonverteilung im Extremitätenskelett eines 43jährigen Mannes. *Z. Zellforsch.* **40** (1954) 519—570. — Knese, K. H., D. Voges und J. Ritschl: Untersuchungen über die Osteon- und Lamellenformen im Extremitätenskelett des Erwachsenen. *Z. Zellforsch.* **40** (1954) 323—360. — Koch, John C.: The laws of Bone Architecture. *Amer. J. Anat.* **21** (1916) 177—298. — Kramer, B. and Shear, M. J.: Composition of Bone. (II—IV). *Proc. Soc. Exper. Biol.* **8** (1927) 141—142, 283—285, 285—286. — Kreuzer, O.: Über Wachstum und Festigkeit langer Röhrenknochen im Laufe des postembryonalen Lebens. *Arch. Ent. mechan.* **126** (1932) 148—184. — Kühn, M.: Untersuchungen über das menschliche Wadenbein. *Anat. Anz.* **76** (1933) 289—317. — Lacroix, P.: L'os et les mécanismes de sa formation. *J. Physiol.* **43** (1951), 38—424. — Lexer, E. W.: Untersuchungen über die Knochenhärte des Humerus. *Z. f. d. Ges. Anat.*, Abt. 2; *Z. Konstit.lehre* **14** (1928) 227—243. — Logan, M. A.: Recent Advances in the chemistry of calcification. *Phys. Rev.* **290** (1940) 522—560. — Maj, G.: Studio sulle variazioni individuali e topografiche della resistenza meccanica del tessuto osseo diafisario umano in diverse età. *Arch. ital. Anat. Embr.* **47** (1942) 612—633. — Maj, G. und E. Toaiari, Osservazioni sperimentali sul meccanismo di resistenza del tessuto osseo lamellare compatta alle azioni meccaniche, *La Chir. d. organi di Movimento* **22** (1937) 541—557. — Ders.: Osservazioni istologiche sulle fratture del tessuto osseo normale e dopo decalcificazione. *Boll. Soc. It. Giol. Sper.* **12** (1937) 57—59. — Ders.: La resistenza meccanica del tessuto osseo lamellare compatto misurata in varie diverzioni. *Boll. Soc. It. Biol. Sper.* **12** (1937) 83—86. — Mechanik, N.: Indices cavi medullaris et compactae femoris. *Z. Anat.* **86** (1928) 189—203. — Mechanik, N.: Untersuchung der Markhöhle und der kompakten Schicht des Oberarmbeines des Menschen und der Haustiere. *Z. Anat.* **89** (1929) 513—581. — Mechanik, N.: Die Verteilung des kompakten Knochengewebes und die Dimensionen der Markhöhle der Tibia des Menschen und der Haustiere. *Z. Anat.* **93** (1930) 198—222. — Mechanik, N.: Untersuchung der kompakten Schicht und der Markhöhle der Fibula des Menschen. *Z. Anat.* **97** (1932) 331—355. — Messerer, O.: Über Elastizität und Festigkeit der menschlichen Knochen. Cotta, Stuttgart 1880. — Olivo, O. M.: Considerazioni sul significato funzionale degli osteoni. *Boll. So. It. Biol. Sper.* **12** (1937) 67—70. — Ders.: Rispondenza della funzione meccanica degli osteoni con la loro diversa minuta architettura. *Boll. Soc. It. Biol. Sper.* **12** (1937) 400—402. — Rapport entre la

structure et la fonction dans les osteons, C. R. Ass. Anat. **32** (1937), 334—346. — Pauwels, F.: Die Bedeutung der Muskelkräfte für die Regelung der Beanspruchung des Röhrenknochens während der Bewegung der Glieder. III. Beitrag Z. Anat. u. Entw.gesch. **115** (1950) 327—351. — Ders.: Die statische Belastung der Linea aspera. Z. Anat. **117** (1953/54), 497—503. — Policard, A.: et Roche, J.: La formation de la substance osseuse, Essais de coordination des donnees histologique et biochimiques. Ann. de Physiol. et de Physico-chim. Biol. **13** (1937), 645—712. — Poud, S. E.: A comparative study of skeletal structures with reference to the effect of age upon the inorganic composition. Am. J. Physiol. **97** (1931), 550. — Rauber, A.: Über den mechanischen Wert einiger Querschnittsformen der Knochen. S.-B. naturforsch. Ges. Leipzig. 2. Jg. (1875) 100—102. — Ders.: Elastizität und Festigkeit der Knochen. 1876. Engelmann, Leipzig. — Ders.: Die Feststellung der Röhrenknochen in den Gelenken und die Knochenformen. Morph. Jb. **3** (1877) 87—105. — Rehbein, F.: Die Entstehung der Osteochondritis dissecans. Langenbecks Arch. und Dtsch. Z. Chir. **265** (1950) 69—114. — Roche, A. et Garcia, J.: Recherches sur l'ossification. (I—II). Bull. Soc. Chim. Biol. **18** (1936), 1014—1026, 1027—1040. — Ders.: Roche, J. et Marcelet, Y.: Recherches sur l'ossification. (IV). Bull. Soc. Chim. Biol. **20** (1938) 705—719. — Rollhäuser, H.: Konstitutions- und Altersunterschiede in Festigkeit kollagener Fibrillen. Morph. Jb. **90** (1950) 157—179. — Rössle, R.: Untersuchungen über die Knochenhärte. Zieglers Beitr. path. Anat. **77** (1927) 174—208. — Ders.: Versuche über die Schlagfestigkeit des menschlichen Oberschenkelknochens. Zieglers Beitr. path. Anat. **83** (1929) 261—278. — Schmidt, M. B.: Atrophie und Hypertrophie des Knochens einschließlich der Osteosklerose. Handb. d. spez. Pathol. Anat. u. Histol., Bd. IX, T. 3, Berlin 1937. — Sherman, H. C. and F. L. McLeod: The Calcium Content of the Body in Relation to Age, Growth and Food. J. Bio. Chem. **64** (1925), 429—459. — Strelzoff, J.: Genetische und topographische Studien des Knochenwachstums. Untersuchungen am Pathol. Inst. Zürich, herausgegeb. v. Eberth. **2** (1874), 59—184. — Toajari, E.: Resistenza del Tessuto osseo in animalia di razza diversa (Bos taurus). Boll. Soc. Ital. Biol. Sper. **13** (1938), 140—142. — Triepel, H.: Einführung in die physikalische Anatomie. 1902. Bergmann, Wiesbaden. — Wermel, J.: Untersuchungen über die Kinetogenese und ihre Bedeutung in der onto- und phylogenetischen Entwicklung. III. Mitt. Veränderung der Widerstandsfähigkeit der Knochen. Morph. Jb. **75** (1935) 129—149. — Wertheim, G.: Memoire sur l'élasticité et la cohésion des principaux tissus du corps humain. Ann. de Chim. et de Phys. **21** (1847) 385—414. — Zuppinger, H.: Warum bricht der lebende Knochen leichter als der tote? Anat. Hefte Bd. 23, Heft 73 (1914) 607—618.

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel (Prof. Dr. W. Herre)
und dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Gießen, Neuroanatomische
Abteilung (Prof. Dr. H. Spatz)*

Zur postnatalen Morphogenese des Hirnes verschiedener Haushundrassen

Von

Wolf Herre, Kiel und Heinz Stephan, Gießen

Mit 25 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 20. Mai 1954)

Die Hirne der körperlich so vielgestaltigen Rassen des Haushundes können beim erwachsenen Tier eine sehr unterschiedliche Gestalt haben. Ziel der vorliegenden Studien ist die Klärung der Frage, ob sich bereits beim neugeborenen Tiere Unterschiede abzeichnen und in welcher Weise sich die endgültigen Formen im Laufe der Ontogenese ausprägen. Ein solches Unterfangen schien uns als Grundlage unseres Mühens um die Kenntnis der cytoarchitektonischen Besonderheiten verschiedener Hunderassen, ihrer funktionellen Deutung und dem Versuch einer Verknüpfung solcher Erkenntnisse mit Verhaltensweisen nützlich.

Es ist nicht leicht, geeignetes Untersuchungsmaterial zu gewinnen, da rassereine Tiere unerlässlich sind. Private Rassehundzüchter finden sich aber erfahrungsgemäß nicht bereit, zur Tötung in bestimmten Zeiträumen Tiere zur Verfügung zu stellen. So sind eigene Zuchten notwendig, die durch Aufzucht und Pflege außerordentlich hohe finanzielle Opfer erfordern. Nur dank großzügiger und verständnisvoller Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft konnte das vorliegende Material von 132 Gehirnen gesammelt werden. Es ist noch immer begrenzt, da sich die Größe der Würfe nicht wunschgemäß regulieren läßt. Unser gesamtes Material ist aber unter einheitlichen Bedingungen aufgewachsen und daher besonders wertvoll. Innerhalb der Rassen kamen vorwiegend Wurfgeschwister zur Bearbeitung. Es standen zur Ver-

fügung Gehirne von: 9 Airedaleterriern, 6 Barsois, 28 Boxern, 7 Chow-Chows, 8 Dackeln, 6 Drahthaarterriern, 1 Kurzhaarterrier, 2 Möpsen, 4 Münsterländern, 2 Pekinesen, 17 Großpudeln, 18 Kleinpudeln, 1 Retriever, 1 Rottweiler, 12 Schäferhunde und 10 Wolfspitzen.

Hirngewicht

Von Hirngewichtswerten erwachsener Rassehunde sei ausgegangen. Stephan (1954) hat über 300 Hirngewichte von Hunden zusammengestellt, aus denen hervorgeht, daß eine deutliche Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht besteht: Im allgemeinen steigt mit dem Körpergewicht auch das Gewicht der Hirne. Es gibt jedoch auch andere Faktoren, welche das Hirngewicht beeinflussen, denn Barsois haben z. B. ein deutlich höheres Hirngewicht als gleichschwere Schäferhunde. Für die in unserer Studie bearbeiteten Rassen läßt sich aussagen, daß Airedale, Dackel, Pudel und Schäferhunde „normal“ schwere Gehirne haben, während Barsoi, Boxer und Mops „zu große“, Chow-Chow und Wolfsspitz „zu kleine“ Hirne aufweisen. Für die übrigen Rassen ist wegen des geringen Materials noch keine Stellungnahme möglich. Es wäre denkbar, diese verschiedenen Verhältnisse der Hirn-Körpergewichtsbeziehungen mit Mängeln der Bezugsgrundlage in Verbindung zu bringen, da das Bruttogewicht der Hunde durch Darmfüllung, Fettmenge usw. verfälscht sein könnte und nur das „Nettogewicht“ im Sinne von Klatt eine sichere Beurteilung zuließe. Das „Nettogewicht“ ist zweifellos besser. Es stand uns aber nur in wenigen Fällen zur Verfügung. Daher ist von uns zu klären, ob die Bruttogewichte zu falschen Erkenntnissen führen. Dies kann geprüft werden, indem für die „zu hohen“ Hirngewichte jene Körpergewichte bestimmt werden, welche dem „Normalverhalten“ entsprechen. Würde der Barsoi ein seinem Hirngewicht entsprechendes Körpergewicht haben, so müßten ihm knapp 80% seines Gewichtes zugeschlagen werden. So hoch kann aber der Unterschied zwischen Brutto- und Nettogewicht nicht angesetzt werden; Klatt nennt 20—30% als Extreme. Ähnliche Überlegungen für Chow-Chow und Wolfsspitz bezeugen deren zu geringe Hirngewichte. Im eigenen Material betrug der Unterschied zwischen Brutto- und Nettogewicht bei einem Chow-Chow-Rüden nur 9%. Danach kann man wohl die geringen Hirngewichtswerte von Chow-Chow und Wolfsspitz als Ausdruck einer Primitivität dieser Rassen werten, ähnlich wie Klatt (1921) bei primitiven

abessinischen Hunden eine deutlich geringere Hirngröße fand. Bemerkenswert erscheint, daß die besonders hohen Hirngewichte bei Rassen extremer Wuchsform, sowohl im Kurzwuchs als auch im Schlankwuchs, auftreten. Vielleicht spiegelt diese Tatsache die besondere züchterische Entwicklung dieser Rassen wider.

Werden nach solcher Kenntnis die Hirngewichte neonater Haushunde herangezogen, so fallen ebenfalls beträchtliche Unterschiede auf. Wenn auch hier das Körpergewicht als Bezugsgrundlage herangezogen wird, ergeben sich Schwierigkeiten, weil die Geburtsgewichte bei Hunden gleicher Rasse erheblichen Schwankungen unterworfen sind. Das ist schon den umfangreichen Erhebungen von Roth (1952) zu entnehmen; unsere eigenen Erfahrungen bestätigen diesen Sachverhalt. Ähnliches zeigt sich bei den Hirngewichten. Dazu folgende Zahlen:

Tabelle 1

Körper- und Hirngewichte neugeborener Hunde verschiedener Rassen

Rasse	Zahl	Hirngew. der unters. Tiere	Geburtsgew. d. unters. Tiere	Geburtsgew. nach Erhebungen im Institut für Haus- tierkunde Kiel
Airedale	5	7,3 (6,5—7,9)	240 (235—250)	340 (300—400)
Barsoi	1	9,1 —	420 —	450 (400—515)
Boxer (Frühgeb.)	7	5,8 (5,4—6,3)	255 (230—280)	— —
Dackel	2	9,8 —	230 —	215 (120—295)
Boxer	5	10,4 (9,9—11,0)	300 (170—460)	365 (325—415)
Drahthaar	1	7,2 —	265 —	410 (350—470)
Münster- länder	2	9,0 (8,0—10,0)	370 (370—375)	— —
Königs- pudel	7	10,8 (9,8—11,9)	430 (300—480)	430 (375—500)
Zwergpudel	5	6,7 (4,3—9,5)	145 (88—210)	200 (140—280)
Schäfer- hund	10	11,0 (10,2—11,3)	475 (430—525)	— —
Wolfsspitz	1	9,15 —	380 —	345 (310—410)

Roth nennt für neonate Boxer einen Schwankungsbereich zwischen 190 und 700 g Geburtsgewicht. In unserem eigenen Material fanden wir bei der gleichen Hündin in zwei aufeinander folgenden Würfen bei gleicher Wurfstärke einmal einen Schwan-

kungsbereich von 170—275 g Geburtsgewicht, beim nächsten Wurf 370—460 g. Die Gehirngewichte schwankten zwischen 9,9 und 10,4 g, sowie zwischen 10,7 und 11,0 g. Trotz der erheblichen Geburtsgewichtsunterschiede sind die Hirngewichte fast gleich. Eine zweite Boxerhündin brachte Jungtiere bereits nach 58 Tagen, statt 63 Tagen Tragzeit mit Geburtsgewichten zwischen 230 und 280 g. Die Hirne dieser Tiere variieren zwischen 5,4 und 6,3 g, waren also etwa nur halb so schwer wie Gehirne nach normaler Tragzeit und zeigten eine sehr geringe Furchenentwicklung. Diese Zahlen belegen zunächst die recht geringen Beziehungen zwischen Körper- und Hirngewicht bei der Geburt. Zum anderen weisen sie darauf hin, daß kurz vor der Geburt eine sehr rasche Hirnentwicklung vorhanden zu sein scheint. Diese starke Hirnentwicklung erstreckt sich auch auf die ersten Tage nach der Geburt. Die Hirngewichte weniger Tage alter Jungtiere zeigen im Vergleich zu den Neonaten trotz geringer Körpergewichtsveränderungen deutlich höhere Werte. Bei Barsois sind bei fast gleichbleibenden Körpergewichten die Hirngewichte vom Neonaten mit 9,1 auf 12,0 g, bzw. 12,4 g bei 4 Tage alten Tieren angestiegen. Bei den Airedales steigt das Hirngewicht in den ersten 4 Tagen von 6,5 g über 7,3 und 7,7 bis auf 8,9 g. Beim Münsterländer zeigt sich eine Gewichtszunahme des Hirnes von 8—10 g bei Neugeborenen auf 14 g bei 4 Tage alten Tieren. Trotz dieser anfänglich geringen Beziehungen zwischen Hirn- und Körpergewicht erscheint es uns nützlich, darauf hinzuweisen, daß bei den kleinen neonaten Zwergpudeln mit 88 g Körpergewicht das Hirn 6,4 g schwer war, das sind 4,9 % des Körpergewichts, bei einem Königspudel mit 480 g Geburtsgewicht wog das Hirn 11,9 g = 2,5 %. Die Zahlen zeigen im groben, daß bei kleinen Rassen die relativen Hirngewichte bereits bei der Geburt höher als bei großen Rassen sind. Diese Verhältnisse erhalten sich bis zu den ausgewachsenen Tieren (Abb. 1). Wir haben den Eindruck, daß normalerweise das Hirngewicht bei der Geburt bei kleineren Hunderassen zwischen 4 und 9 g, bei größeren zwischen 9 und 11 g schwankt. Im einzelnen ist die Variationsbreite der Hirngewichte bei der Geburt so groß, daß es nicht möglich erscheint, rassetypische Werte herauszustellen. Da dies aber für erwachsene Rassehunde möglich ist, muß eine postnatale Auseinanderentwicklung einsetzen, die durch eine Änderung des Entwicklungstempos oder der Entwicklungsdauer bestimmt sein kann. Weiterhin besteht die Möglichkeit der Kombi-

nation dieser beiden Faktoren. Unser Material reicht jedoch noch nicht aus, um rassische Unterschiede in der Hirngewichtsentwicklung herauszustellen. Der Einfluß der Körpergröße läßt sich schon klarer übersehen. Recht vollständige Serien sehr unterschiedlich

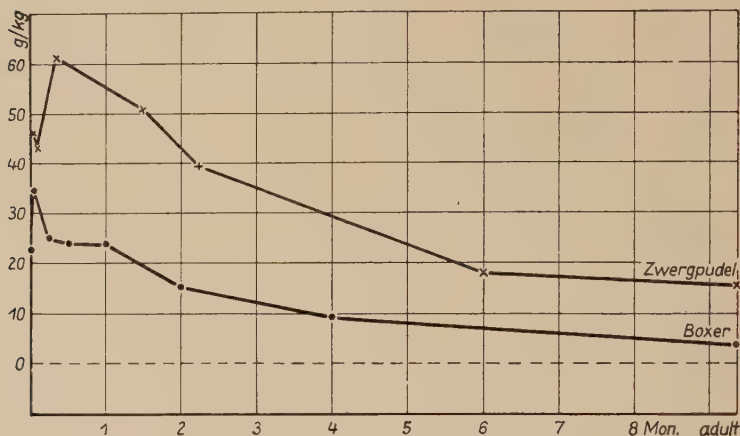


Abb. 1. Relatives Hirngewicht in Beziehung zum Alter

	Zahl d. Tiere	Körpergewicht	Hirngewicht	rel. Hirngewicht	
Boxer	7	255	5,8	22,8	fötal
	5	300	10,4	34,7	1 Tag
	3	690	17,2	25,0	1 Woche
	2	1175	28,4	24,2	2 Wochen
	2	1850	44,6	24,1	4 Wochen
	1	4850	74,2	15,3	2 Monate
	2	9000	87,4	9,7	4 Monate
	22	24400	101,1	4,15	adult
Zwergpudel	5	145	6,7	46,2	1 Tag
	1	205	8,8	43,0	3 Tage
	2	160	9,8	61,2	1 Woche 3 Tage
	3	700	35,6	50,9	6 Wochen
	2	1330	52,6	39,6	2 Mon. 1 Woche
	1	3250	59,5	18,3	6 Mon. 3 Wochen
	8	4000	63,7	15,9	adult

großer Tiere standen uns von Zwergpudeln einerseits und Boxer andererseits zur Verfügung. Beziehen wir die Hirngröße auf das Alter des Tieres (Abb.2), so zeigt sich, wie erwartet, von Anfang an eine geringere Hirngröße bei den kleineren Rassen. Eine unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit läßt sich für Zwerg-

pudel und Boxer nicht festlegen, $\frac{1}{3}$ des endgültigen Hirngewichtes wird mit 18 bis 20 Tagen erreicht, $\frac{2}{3}$ mit 7 bis 8 Wochen. Möglicherweise liegt die kleinere Rasse in diesen Zwischenstadien etwas früher und auch das endgültige Hirngewicht wird bei klei-

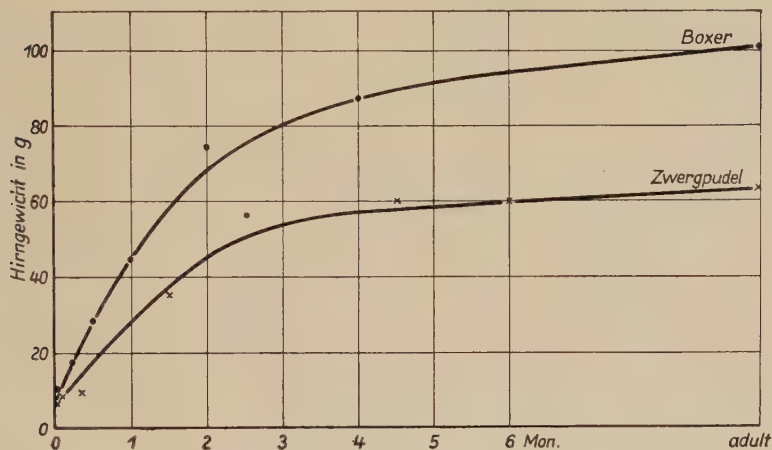


Abb. 2. Hirngewicht in Beziehung zum Alter

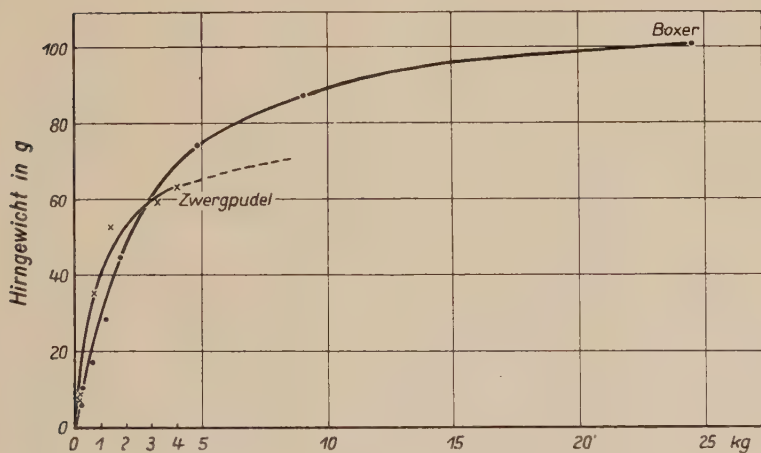


Abb. 3. Hirngewicht in Beziehung zum Körpergewicht

neren Rassen wohl etwas früher erreicht als bei großen. Interessant gestaltet sich auch ein Vergleich von Kurven, in denen die Hirngröße auf die Körpergröße bezogen ist. Hier zeigen (Abb. 3) die kleinen Rassen (Kleinpudel, Dackel) einen anfangs steileren Anstieg der Hirngewichte. Die Kurve zeigt dann bei $2\frac{1}{2}$ kg Kör-

pergewicht ihre stärkste Krümmung und läuft dann flach aus. Bei den wesentlich größeren Boxern steigt die Kurve anfangs weniger steil an, bewahrt aber diesen Anstieg länger (bis etwa 4—5 kg Körpergewicht), um dann flach auszulaufen. Es kommt so zu einer Überschneidung der Kurven bei ca. 3 kg/60 g, d. h. aber, beim Vergleich gleichgroßer Tiere unterschiedlich großer Rassen zeigen bis etwa 3 kg Körpergröße die Vertreter der kleineren Rassen die relativ größeren Gehirne, während über 3 kg die Vertreter der größeren Rassen die relativ größeren Gehirne haben. Auf das Alter bezogen haben immer die Tiere der kleineren Rassen das größere relative Hirngewicht. Es ergibt sich also, daß für die relative Hirngröße nicht nur die Körpergröße, sondern auch das Alter des Tieres von maßgeblichem Einfluß ist. Kleine Rassen sind mit 3 kg schon annähernd ausgewachsen (Kleinpudel etwa $\frac{1}{2}$ Jahr), während Großpudel und Boxer ein solches Gewicht schon nach etwa 6 Wochen erreichen. Es läßt sich abschließend sagen: Ausgewachsene Vertreter kleiner Rassen haben kleinere Gehirne als gleichgroße, somit jugendliche Vertreter großer Rassen.

Entwicklung der Hirnform bei verschiedenen Hunderassen

Nach diesen gewichtsmäßigen Feststellungen ist zu erwarten, daß auch Formenunterschiede vorhanden sein werden. Aussagen über diese werden dadurch erschwert, daß einer vergleichenden Betrachtung verschieden große Gehirne zugrunde liegen. Größen- und entwicklungsmäßig bedingte Verschiebungen der Hirnproportionen sind also zu bewerten. Um die Formeigenarten der einzelnen Gehirne zu erfassen, wurden an verschiedenen, klar definierbaren Stellen des Gehirns Längen-, Breiten- und Höhenmessungen durchgeführt. Die Lage der Meßstrecken ergibt sich aus der Abb. 4. Die Werte dieser Messungen müssen auf eine einwandfreie Grundlage bezogen werden. Die Länge des Gehirns ist als Bezugsgröße ungeeignet, da sie sich beim Wachstums selbst stark vergrößert und unterschiedliche Proportionierungen deswegen in ihrer Kausalität nur schwer zu deuten sind. Eine wesentlich bessere Vergleichsgrundlage stellt die 3. Wurzel aus dem Hirngewicht dar¹. Dieser Wert drückt aus, wie groß die Kanten-

¹ Klatt (1948) benutzte die 3. Wurzel aus dem Körpergewicht bzw. diese mit der Körperlänge kombiniert, um ein besseres Maß für die Körpergröße zu erhalten, als es das absolute Körpergewicht darstellt.

länge eines Würfels sein würde, der gleiches Volumen wie das Gehirn hat, vorausgesetzt, daß die spezifische Dichte des Gehirns $= 1$ ist. Da die spezifische Dichte für in 80%igem Alkohol konservierte Gehirne bei ca. $0,98 \text{ g/cm}^3$ (Stephan 1951), also dicht bei 1 liegt, können wir von dieser Voraussetzung ausgehen. Da wir unsere Messungen an in 80%igem Alkohol konserviertem Material durchführten, werden auch die 3. Wurzeln aus dem

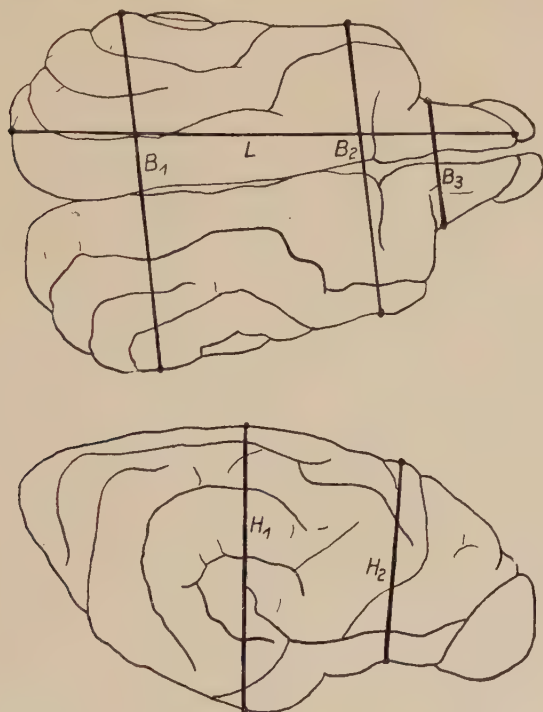


Abb. 4. Meßstrecken für Proportionsmessungen

Konservierungsgewicht z. Zt. der Messungen verwandt. Auf diesen Wert werden alle ausgemessenen Längen-, Breiten- und Höhenmaße des betreffenden Gehirns bezogen. Bei ganz proportionalem Wachstum des Gehirns vom neugeborenen bis zum ausgewachsenen Tier müßten diese auf die 3. Wurzel-Hirngewicht bezogenen Größen gleich bleiben. Eine Vergrößerung der Werte deutet auf eine überproportionale Zunahme des erfaßten Maßes, eine Verkleinerung auf eine relative Abnahme.

Bei Zugrundelegung der 3. Wurzel aus dem Hirngewicht ergeben sich bei Neugeborenen deutliche rassische Unterschiede.

Beim Chow-Chow beträgt die Hirnlänge das 1,4fache dieses Bezugswertes, beim Barsoi das 1,65fache. Bei den anderen Rassen liegt der Wert um 1,45. Der Chow-Chow hat also bei der Geburt ein relativ kurzes, der Barsoi ein sehr gestrecktes Hirn im Vergleich zu den anderen Rassen. Die Zahlen lehren, daß kurzschnäuzige Rassen nicht die kürzesten Hirne aufweisen müssen. Die Unabhängigkeit von der Körperwuchsform zeigt sich auch bei anderen Maßen. So zeichnen sich sowohl Boxer als auch Barsoi in der hinteren Hirnbreite (B1) durch geringe, Dackel, Chow-Chow, Zwergpudel und Wolfsspitz durch hohe Werte aus. Die übrigen Rassen liegen dazwischen. Die auf die 3. Wurzel-Hirngewicht bezogenen mittleren Hirnbreiten (B2) fast aller Rassen sind gleich, nur der Zwergpudel hat relativ breitere Gehirne. Die Hirne neugeborener Königspudel und Wolfsspitz sind vorn (B3) schmal, bei Dackel und Boxer breit. Die übrigen Rassen liegen ziemlich dicht beieinander, doch neigt der Barsoi zur schlankeren, der Schäferhund zur breiteren Gruppe. Die größten hinteren Hirnhöhen (H1) sind bei allen Rassen recht ähnlich. Barsoi und Königspudel neigen zu niederen, Dackel und Zwergpudel zu höheren Werten. Stärkere Unterschiede machen sich in der vorderen Hirnhöhe (H2) bemerkbar. Das Gehirn neonater Barsois und Königspudel ist vorn niedrig, jenes der neonaten Dackel mit Abstand am höchsten. Die an der Hirnbasis gemessene Breite der Lobi pyriformes ist beim Königspudel am geringsten, bei Airedale und Schäferhund am größten, die übrigen Rassen zeigen eine Mittelstellung.

Bei Zugrundelegung der auf dem 3. Wurzelwert basierenden Aussagen über die Hirnproportionen ergibt sich, daß die Hirne neonater Rassehunde schon deutliche Unterschiede aufweisen können.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, wie sich diese Eigenarten der Neonaten bis zum erwachsenen Tier ausprägen oder wandeln. Daher ist eine Einzelbetrachtung der Rassen geboten. Ehe jedoch die Rassen im einzelnen erörtert werden, ist es nützlich, generalisierend die Formenwandlungen vom neonaten zum adulten Gehirn zu untersuchen, somit also eine „Normalentwicklung“ festzulegen.

Die 3. Wurzel aus dem Konservierungsgewicht nimmt vom Neonaten bis zum Ausgewachsenen durchschnittlich um das 2,1fache zu. Die größte Breite (B1) und Höhe (H1) vermehrt sich

ebenfalls um das 2,1fache, während die Gesamtlänge der Hemisphäre etwa um das 2,6fache zunimmt. Dies besagt allgemein: Die Gehirne werden während des ontogenetischen Formenwandel~~s~~ schlanker. Wird die Gesamtlänge aufgeteilt, so zeigt sich, daß sich der vordere Abschnitt von der Fissura cruciata bis zum Frontalpol etwa um das 3fache, der hintere Abschnitt von der Fissura cruciata bis zum Occipitalpol nur etwa um das 2,2fache vergrößert. Die Streckung des Gehirns findet also vorwiegend im vorderen Hirnteil statt. Im Unterschied zur proportionalen Mehrung der größten Breite (B1) nimmt das mittlere (B2) und vordere (B3) Breitenmaß nur um das 1,9fache zu. Die Hirne ausgewachsener Tiere erscheinen damit nach vorn zugespitzter. Die Höhen nehmen um das 2,1fache zu; es zeigen sich also keine proportionalen Veränderungen. Geringer als die Entwicklung der größten Breite (B1), die im wesentlichen durch neocorticale Anteile bestimmt wird, ist die Zunahme der allocorticalen Gebiete (ausgedrückt durch die Breite der Lobi pyriformes). Dieses Maß nimmt nur um das 1,8fache zu. Der Isocortex überwölbt also während der Entwicklung den Allocortex stärker.

Um die ontogenetischen Wandlungen bei den einzelnen Rassen exakter zu kennzeichnen, ist es geboten, die Frage der Hauptfurchen als morphologische Einteilungsgrundlage näher zu erörtern. Die bisherigen Forschungen haben ergeben, daß gewisse Furchenschemata regelmäßig wiederkehren, im einzelnen die Furchen aber sehr variabel sind. Im Laufe der Entwicklung verändert sich das Bild, vor allen Dingen durch zeitlich verschiedenes Auftreten der Grundfurchen und durch unterschiedlichen Windungsreichtum, der durch Ausbildung von Nebenfurchen zustandekommt. Über die Ontogenese der Furchenentwicklung beim Hund ist nur wenig bekannt. Wir haben unsere Betrachtungen auf die Hauptfurchen beschränkt und meinen, daß dies zur Kennzeichnung der wesentlichen Abwandlungen bei den Rassen ausreicht und auch schon zu gewissen funktionellen Deutungen berechtigt. Gewiß wäre es erwünscht gewesen, darüber hinaus noch die Einzelfurchenbilder der Rassen zu kennzeichnen, ähnlich wie dies Oboussier tat. Dazu reichte aber unser Material noch nicht aus. Um längere Erörterungen über die Hauptfurchen, Windungen und Lappen zu sparen, geben wir in Anlehnung an Klatt, Oboussier und Rheingans eine schematische Darstellung (Abb. 5).

Es sei nunmehr der Gestaltenwandel im einzelnen bei den verschiedenen Rassen besprochen und mit den Airedales begonnen. Aus dem zur Verfügung stehenden Material werden jeweils die kennzeichnendsten Vertreter ausführlicher beschrieben.

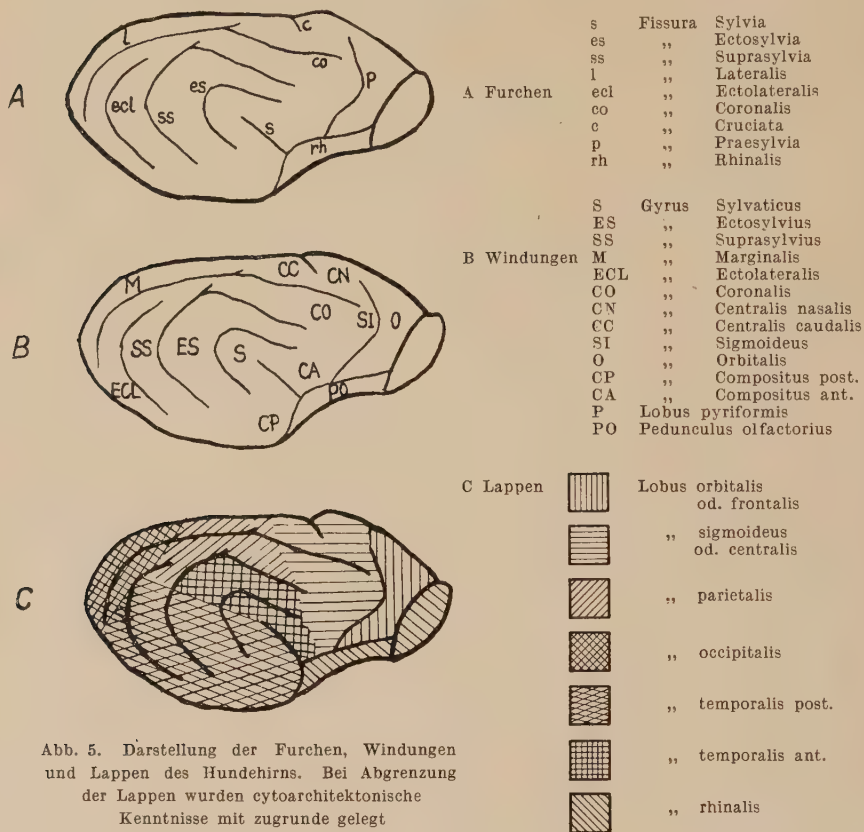


Abb. 5. Darstellung der Furchen, Windungen und Lappen des Hundehirns. Bei Abgrenzung der Lappen wurden cytoarchitektonische Kenntnisse mit zugrunde gelegt

Airedale (Abb. 6, 7)¹

Gehirn Nr. 38, Neonat, Körpergewicht 235 g, Hirngewicht 6,5 g.

Das Gehirn ist relativ gedrungen. Die vordere Begrenzung des Lobus orbitalis fällt ziemlich senkrecht ab. Der Lobus sigmoideus wirkt breit und gedrungen, die Cruciataspalte ist noch offen. Der Gyrus ectosylvius nasalis ist stark schräg abwärts geneigt und

¹ Die Abbildungen verdanken wir unserem Mitarbeiter Dr. Gerhart Kagelmann. Leider verstarb dieser begnadete Künstler und treffliche Forscher plötzlich am 24. 11. 1953. Wir bewahren ihm ein dankbares Gedenken.



Abb. 6. Airedalehirne von oben

Von links nach rechts: Nr. 38, neonat; Nr. 47, 4 Tage; Nr. 47a, 2 Wochen; Nr. 51, 9 Wochen;
Nr. 50, 1 Jahr 4 Monate

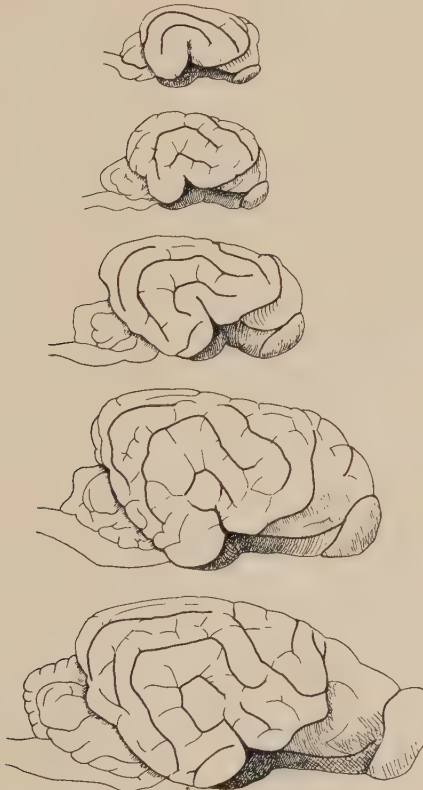


Abb. 7. Airedalehirne seitlich

Folge von oben nach unten wie Anordnung in Abb. 6 von links nach rechts

recht schmal. Ein Gyrus suprasylvius deutet sich leicht an. Der Gyrus marginalis dehnt sich noch wenig nach hinten aus. Dadurch liegt der caudalste Pol relativ weit von der Sagittalebene entfernt. Der Lobus temporalis posterior ist ziemlich senkrecht gestellt. In der Ansicht von unten fällt auf, daß der Lobus pyriformis außerordentlich weit hinten beginnt und seine Breite fast die Breite des Gesamthirns erreicht. Der Lobus pyriformis (jener Teil des Riechhirns, der von der Vallecula Sylvii bis zur hinteren durch den caudalen Verlauf der Fissura rhinalis gekennzeichneten Grenze verläuft) ist fast ebenso lang wie der vordere Abschnitt des Riechhirns (vom caudalen Ende der Bulbi olfactorii bis zur Vallecula Sylvii). Die Bulbi olfactorii überragen den frontalen Pol des Gehirns nicht, sind also in der Ansicht von oben verdeckt. Die Insel liegt noch frei.

Gehirn Nr. 46, 3 Tage alt, Körpergewicht 264 g, Hirngewicht 7,9 g.

Im Vergleich zum Gehirn des neonaten Tieres zeichnet sich dieses Gehirn durch eine gewisse Streckung vor allem im Lobus orbitalis aus. Der Lobus sigmoideus ist insgesamt modellierter und seitlich stärker hervorgewölbt. Seine Furchenentwicklung ist fortgeschrittener und die Cruciataspalte schon geschlossen. Der Lobus orbitalis zeigt kaum Veränderungen. Seine vordere Begrenzung steht noch fast senkrecht. Auch am Lobus temporalis haben sich keine wesentlichen Wandlungen vollzogen. Der Gyrus suprasylvius caudalis beginnt sich nach caudal aufzuwölben. Der caudalste Pol ist immer noch von der Sagittalebene entfernt. Die Unterseite zeigt sich unverändert. Der Wurm des Kleinhirns ist relativ breit und umgeschlängelt, während die Hemisphären noch recht gering entwickelt sind.

Gehirn Nr. 47, 4 Tage alt, Körpergewicht 280 g, Hirngewicht 8,9 g.

Insgesamt macht dieses Gehirn einen noch gestreckteren Eindruck als das des 3 Tage alten Tieres. Die Furchen sind etwas ausgeprägter und auch im Marginalisgebiet zeigen sich einige deutliche Vertiefungen als erster Furchenbeginn. Besonders stark ist die Zunahme von Furchenzahl und -tiefe in dem Gebiet um die Fissura Sylvii. Die Suprasylvia ist schon tief eingeschnitten. Der Lobus orbitalis zeigt im basalen Teil eine leichte Streckung. Der Gyrus centralis nasalis ist stärker gewachsen, wodurch die

insgesamt gestrecktere Form z. T. resultiert. Am Lobus temporalis haben sich nur wenige Wandlungen vollzogen. Der Gyrus ectolateralis ist jedoch deutlich stärker geworden und bildet jetzt den Occipitalpol, der jedoch noch weit von der medianen Sagittalebene entfernt ist. Die Bulbi sind im Zusammenhang mit einer stärkeren Streckung des Pedunculus olfactorius weiter nach vorn geschoben und überragen jetzt ein wenig den Frontalpol. Die Lobi pyriformes sind immer noch recht breit.

Gehirn Nr. 51, 9 Wochen alt, Körpergewicht 3850 g, Hirngewicht 58,0 g.

Geamteindruck: Hirn gestreckter, Furchung deutlicher ausgeprägt. Der Lobus orbitalis ist im Vergleich zu den Verhältnissen bei Hirnen jüngerer Tiere relativ größer geworden. Durch eine Streckung seines basalen Teils fällt die vordere Begrenzungslinie weniger steil ab. Die Cruciata ist geschlossen und der Lobus sigmoideus nach außen gewölbt. Im Lobus occipitalis ist das Gebiet des Gyrus marginalis relativ breiter geworden und nach hinten ausgewachsen. Damit übernimmt es die Bildung des Occipitalpols, der sich stark der medianen Sagittalebene nähert. Auch der Gyrus suprasylvius wölbt sich nach hinten stark vor. Er erscheint jedoch durch die überwiegende Entwicklung des Marginalisgebietes relativ geringer. Auffällig ist auch die Entwicklung des Temporallappens. Er ist nicht nur relativ größer geworden, sondern sein stärkeres Wachstum tut sich vor allem darin kund, daß die Hauptachse dieses Gebietes nicht mehr senkrecht, sondern schräg nach vorn unten gerichtet ist. Dadurch wird auch die Fissura Sylvii schräg gestellt und der Rhinalisknick verstärkt. Die Insel ist jetzt völlig verdeckt. Der Lobus pyriformis erscheint durch die starke Entwicklung des Temporallappens nach vorn geschoben. Der Pedunculus olfactorius wird schmaler und stellt sich steiler. Dadurch tritt der sich zwischen den beiden Pedunculi befindliche basale Neocortex (Gyrus rectus) stärker in Erscheinung. Der Bulbus wird stark nach vorn und oben geschoben, so daß seine Hauptmasse jetzt vor dem Gehirn liegt. Die hintere Begrenzung der Hemisphären ist schräger gestellt als bei den Hirnen jüngerer Tiere. Das Kleinhirn ist stärker vom Großhirn überdeckt. Sein Wurm ist nicht mehr gerade, sondern geschlängelt. Die Kleinhirnhemisphären sind relativ bedeutend stärker entwickelt.

Gehirn Nr. 50, 1 Jahr 4 Monate alt, Körpergewicht 18 000 g, Hirngewicht 85,0 g.

Das Gehirn des ausgewachsenen Airedales ist noch schlanker geworden und zeigt eine stark nach vorn zugespitzte Form. Diese Zuspitzung entsteht vor allem durch die stärkere Streckung des Lobus orbitalis und durch weitere Breitenzunahme der occipito-temporalen Hirnanteile. Eine absolute Größenzunahme findet vor allem im Bereich des Temporallappens statt. Da keine neuen Furchen mehr auftreten, wohl aber die Gyri an Breite zunehmen, erscheint das Gesamtbild der Furchung gröber. Im Lobus orbitalis streckt sich vor allem der basale Abschnitt. Dieser Lobus wird im ganzen deutlich spitzer. Die Breite des Gyrus sigmoides ist gegenüber dem Gehirn des 9 Wochen alten Tieres kaum gemehrt. Auch in der Länge hat sich dieses Gebiet kaum verändert. Dagegen zeigen sich noch deutliche Veränderungen im occipito-temporalen Hirnabschnitt, der länger geworden ist und auch an Breite gewann. Der Gyrus marginalis springt als Occipitalpol deutlicher hervor und hat sich noch mehr der medianen Sagittalebene genähert. Der Temporallappen zeigt die auffälligsten Veränderungen. Sein Wachstum setzt sich basal noch weiter nach vorn fort. Dieser Lappen wölbt sich auch nach lateral aus. Sylvii und hintere Hirnbegrenzung stellen sich noch schräger. Der Lobus rhinalis (Pedunculus olfactorius + Lobus pyriformis) erscheint noch gestreckter und weniger modelliert. Die Bulbi sind noch weiter nach vorn geschoben und bekommen jetzt eine Lage vor dem Frontalpol des Großhirns. Da sie gleichzeitig gehoben werden, ist die Fissura rhinalis anterior, die die obere Grenze des Pedunculus olfactorius bildet, rostral stark nach oben abgebogen. Die Hemisphären des Kleinhirns sind noch wesentlich stärker entwickelt.

Barsoi (Abb. 8, 9, 10)

Gehirn Nr. 175, Neonat, Körpergewicht 420 g, Hirngewicht 9,0 g.

Das Gehirn macht insgesamt einen gestreckten und rechteckigen Eindruck. In der Seitenansicht wirkt es ziemlich flach. Die Furchen sind nur gering entwickelt, aber die Hauptfurchen legen sich schon deutlich als Vertiefungen an. Der Lobus orbitalis ist ungefurcht; seine vordere Begrenzungslinie verläuft ziemlich senkrecht. Die Fissura rhinalis anterior verläuft geradlinig. Der Lobus sigmoideus zeigt schon eine relativ tiefe Furchung und



Abb. 8. Barsoihirne von oben

Von links nach rechts: Nr. 175, neonat; Nr. 176, 4 Tage; Nr. 187, 5 Wochen; Nr. 97, 5 Monate



Abb. 9. Barsoihirne seitlich

Folge von oben nach unten wie Anordnung in Abb. 8 von links nach rechts



Abb. 10. Barsoihirne von unten

Von links nach rechts: Nr. 175, neonat; Nr. 187, 5 Wochen; Nr. 97, 5 Monate

springt in der Aufsicht ziemlich rechteckig vor. Die Cruciata stellt einen tiefen, schräg nach hinten gerichteten offenen Spalt dar. Der occipitale Hirnteil wölbt sich nach hinten gleichmäßig gerundet vor. Der Occipitalpol wird durch den Gyrus ectolateralis gebildet, während der Gyrus marginalis noch ziemlich unentwickelt ist. Die Furchen dieser Gyri sind nur schwach eingesenkt. Auch der Lobus temporalis posterior ist relativ gering entwickelt und weist eine ziemlich senkrecht gerichtete Hauptachse auf. Die Fissura Sylvii hat sich noch nicht als deutliche Furche entwickelt, die Insel liegt noch frei. Ecto- und Suprasylvia sind schon deutlich ausgeprägt. Die caudale Hemisphärenbegrenzung ist recht steil. Der Lobus pyriformis ist breit und flach, der Pedunculus olfactorius noch recht kurz. Der Rhinalisverlauf ist in der Abzweigung der Fissura Sylvii nur wenig geknickt. In der Aufsicht überragen die Bulbi olfactorii das Frontalhirn schon relativ weit.

Gehirn Nr. 176 und 177, je 4 Tage alt, Körpergewicht je 400 g, Hirngewicht 12,0 bzw. 12,4 g.

Insgesamt erscheinen diese Gehirne gestreckter als das des neugeborenen Tieres. Die Breitenzunahme ist gering. Der Lobus orbitalis ist relativ größer geworden und wölbt sich stärker hervor. Die Fissura cruciata wirkt geschlossener, da sich der Gyrus centralis caudalis weiter nach vorn geschoben hat. Der Lobus occipitalis erscheint stärker nach hinten ausgewachsen und hat

eine ausgeprägtere Furchung. Der Lobus temporalis ist größer geworden, doch ist die Insel noch gut sichtbar. Die hintere Begrenzungslinie der Hemisphären wird flacher. Das Kleinhirn erscheint in allen Teilen vergrößert.

Gehirn Nr. 187, 5 Wochen alt, Körpergewicht 2750 g, Hirngewicht 50,5 g.

Allgemein zeichnet sich dieses Gehirn durch einen starken Windungsreichtum, bedingt durch die Ausbildung vieler Nebenfurchen, aus. Der Lobus orbitalis ist gefurcht und zeigt vor allem einen Wachstumsfortschritt in seiner basalen Zone. Dadurch fällt seine vordere Begrenzungslinie weniger steil ab. Der Gyrus marginalis ist stark gewachsen und bildet nun den Occipitalpol. Der Lobus temporalis posterior hat sich vor allem im ventralen Abschnitt nach vorn geschoben. Dadurch ist nun die Insel verdeckt und die Fissura Sylvii schräg nach hinten geneigt. Eine Breitenzunahme des Temporalhirns ist deutlich. In der Ansicht von unten scheint der Lobus pyriformis nach vorn verschoben. Seine Breite ist relativ geringer geworden und besonders der vordere Teil des Riechhirns wirkt schmaler und schlanker. Die Pedunculi olfactorii sind steiler gestellt, die Bulbi nach vorn und oben verschoben. Das Kleinhirn wird recht stark von den Großhirnhemisphären überlappt. Im Kleinhirn haben sich vor allem die Hemisphären vergrößert.

Gehirn Nr. 97, 5 Monate alt, Körpergewicht 15 000 g, Hirngewicht 105 g.

Dieses im Vergleich zum vorhergehenden doppelt so schwere Gehirn wirkt wesentlich grober durch eine Zunahme der Windungsbreite. Es macht, da es vorn sehr spitz ausläuft, einen fast dreieckigen Eindruck. Vor allem hat sich der Lobus orbitalis durch ein besonders starkes Wachstum seiner basalen Zone nach vorn gestreckt. Die Breite des Gyrus sigmoideus hat sich absolut kaum noch vermehrt. Der Lobus occipitalis ist bedeutend länger und breiter geworden; vor allem hat sich der Gyrus marginalis vergrößert. Der Lobus temporalis ist nur wenig vergrößert; er hat sich ventral etwas nach vorn geschoben, so daß die Sylvii jetzt noch schräger liegt. Der Allocortex hat sich besonders in seinem vorderen Abschnitt stark gestreckt. Die Pedunculi olfactorii sind noch steiler gestellt und wandern seitlich am Frontalpol in die Höhe. Dadurch wird der frontale basale Neocortex

(Gyrus rectus) sichtbar. Der Bulbus ist noch weiter nach vorn und oben geschoben. Am Kleinhirn ist die noch sehr starke Entwicklung der Hemisphären auffällig.

Dackel (Abb. 11, 12)

Gehirn Nr. 230, 4 Tage alt, Körpergewicht 230 g, Hirngewicht 9,8 g.

Ein rechteckiges, im Lobus temporalis verbreitetes und besonders im Lobus occipitalis hochgewölbtes Gehirn. Der Lobus orbitalis erscheint relativ gedrunken mit einer vorderen Begrenzungslinie, die senkrecht steht bzw. sogar einen leicht nach ventro-caudal eingezogenen Verlauf zeigt. Im Lobus sigmoideus ist die Furchung recht gut ausgeprägt. Die Suprasylvia fällt vorn ziemlich stark ab. Der Gyrus marginalis ist medial hochgewölbt und erstreckt sich recht weit nach hinten. Dadurch erscheint die occipitale Hirnbegrenzung schon ziemlich gestreckt. Der Lobus temporalis caudalis hat eine allgemein senkrechte Lage. Die Insel ist sichtbar. Die Bulbi liegen vollkommen unter dem Gehirn, treten also in der Aufsicht nicht hervor. Der Wurm des Kleinhirns ist besonders im ventro-caudalen Teil stark entwickelt.

Gehirn Nr. 236, 4 Wochen alt, Körpergewicht 880 g, Hirngewicht 40,8 g.

Bei diesem Tier wirkt das Hirn insgesamt gedrunken und in der Aufsicht im mittleren Abschnitt etwas eingezogen. Die Furchen sind gut ausgebildet. Der basale Teil des Lobus orbitalis hat sich etwas gestreckt. Da sich aber auch am dorsalen Pol ein stärkeres Wachstum vollzog, blieb die vordere Begrenzung senkrecht, mit leichter Neigung nach ventro-caudal. Im Zusammenhang damit ist die Fissura rhinalis anterior leicht nach ventral abgebogen. Der gut gefurchte Gyrus sigmoideus hat sich recht stark verbreitert und der laterale Teil wölbt sich deutlich nach außen vor. Im Lobus occipitalis hat sich im hinteren Teil des Gyrus marginalis ein stärkeres Wachstum eingestellt. Der Gyrus marginalis bildet nun den Occipitalpol und überragt den Gyrus ectolateralis. Die Fissura suprasylvia caudalis hat einen ziemlich senkrechten Verlauf und auch der Temporallappen sowie die Sylvii selbst stehen senkrecht. Die Bulbi liegen immer noch völlig unter dem Gehirn, jedoch sind die Pedunculi vorn schon leicht aufgebogen. Im Kleinhirn, welches fast völlig von den Großhirn-



Abb. 11. Dackelhirne von oben

Von links nach rechts: Nr. 230, 4 Tage; Nr. 236, 4 Wochen; Nr. 239, 2 Monate; Nr. 198, adult



Abb. 12. Dackelhirne seitlich

Von oben nach unten: Nr. 230, 4 Tage; Nr. 236, 4 Wochen; Nr. 198, adult

hemisphären überdeckt wird, entwickelt sich die Pyramis am stärksten.

Gehirn Nr. 239, 2 Monate alt, Körpergewicht 1800 g, Hirngewicht 56,6 g.

Insgesamt macht das Gehirn jetzt einen gestreckteren Eindruck, da sich der Lobus orbitalis ausgedehnt hat. Dieses Wachstum erstreckt sich vor allem auf seinen basalen Anteil, doch ist auch der dorsale Pol des Orbitallappens stärker vorgewölbt. Der Lobus sigmoideus hat sich in absoluter Breite und Höhe wenig geändert

und nur ein geringes Höhenwachstum läßt sich noch sicher feststellen. Im Occipitalgebiet fällt eine Zunahme der Breite der verschiedenen Gyri auf; der Gyrus marginalis ist noch stärker nach hinten und oben entwickelt. Dadurch tritt der Occipitalpol stärker nach hinten hervor. Der Lobus temporalis caudalis hat sich unten nach vorn geschoben. Damit verbunden ist eine Drehung der caudalen Anteile der Bogenfurchen. Der Isocortex überwölbt den hinteren Allocortex ziemlich stark. Dadurch erscheint der Lobus pyriformis mehr in die Tiefe verlagert. Der Bulbus wird weiter nach vorn und oben geschoben und im Zusammenhang damit wird die Fissura rhinalis anterior nach oben abgebogen. Im Kleinhirn hat sich der Tuber vermis recht stark entwickelt, während die Pyramis erheblich in der Entwicklung zurückbleibt und überwölbt wird. Auch die Kleinhirnhemisphären sind schon deutlicher entwickelt.

Gehirn Nr. 198 und 240, ausgewachsen, Körpergewicht 7000 und 6500 g, Hirngewicht 70,3 und 75,2 g.

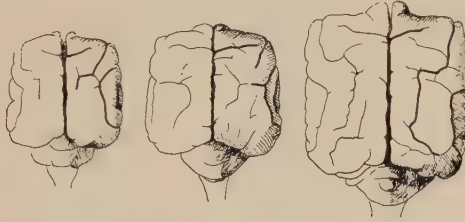
Die Gehirne der beiden erwachsenen Dackel zeigen trotz gewisser Größenunterschiede übereinstimmende Formen. Vor allem hat die Breite im Temporalgebiet noch zugenommen, während der Lobus sigmoideus nur wenig breiter wird und in der Aufsicht dadurch relativ schmaler wirkt. Nur seine Höhe ist noch etwas größer geworden. Im Orbitallappen macht sich eine weitere Streckung sowohl im basalen als auch im dorsalen Anteil bemerkbar. Die dorsale Begrenzung wölbt sich etwas auf. Durch diese Wachstumsveränderungen erscheint nun das Gehirn insgesamt dreieckiger, nach vorn zugespitzt. Der Gyrus marginalis hat sich noch weiter nach hinten vorgeschoben und bildet jetzt deutlich den Occipitalpol. Der Lobus temporalis caudalis erscheint vor allem in seinen basalen und vorderen Anteilen vergrößert und hat dadurch eine schrägere Gesamtrichtung gewonnen. Dadurch ist auch die Sylvii noch stärker geneigt. Der Allocortex wirkt kurz; die Fissura rhinalis verläuft vorn ziemlich geradlinig, zeigt aber im Zusammenhang mit der starken Temporalentwicklung einen scharfen Rhinalisknick. Die Bulbi überragen den Frontalpol nicht so stark wie bei anderen Rassen, was wohl z. T. auf die geringere absolute Hirngröße zurückzuführen ist. Im Kleinhirn hat sich der Tuber vermis noch stärker entwickelt und ebenso die Kleinhirnhemisphären. Das gesamte Kleinhirn wird jedoch

jetzt beim ausgewachsenen Tier wieder weniger von den Großhirnhemisphären überdeckt.

Wolfsspitz (Abb. 13, 14, 15)

Gehirn Nr. 186, Neonat, Körpergewicht 380 g, Hirngewicht 9,15 g.

Das Gehirn ist relativ breit mit einer auffällig geringen Furchung. So zeigen sich im Gyrus marginalis nur einige Eindrücke an Stellen, wo später die Furchen auftreten. Der Lobus orbitalis



Von links nach rechts: Nr. 186, neonat; Nr. 189, 6 Tage; Nr. 193, 2 Wochen;



Abb. 13. Wolfsspitzhirne von oben

Nr. 195, 4 Wochen; Nr. 205, 2 Monate; Nr. 204, adult

ist klein, nach vorn etwas zugespitzt. Der Lobus sigmoideus macht einen ziemlich quadratischen Eindruck. In ihm sind die Furchen schon recht gut entwickelt. Im Occipitalgebiet ist der Gyrus marginalis vorn etwas in die Höhe gewölbt, im hinteren Teil noch recht schwach entwickelt, so daß er nach hinten recht stark abfällt. Die hintere Hirnbegrenzung ist steil. Der Occipitalpol wird durch den Gyrus ectolateralis gebildet. Der Temporallappen und ebenso die Sylvii stehen fast senkrecht. Der Lobus rhinalis ist breit, flach und nur wenig modelliert. Die Fissura rhinalis ist

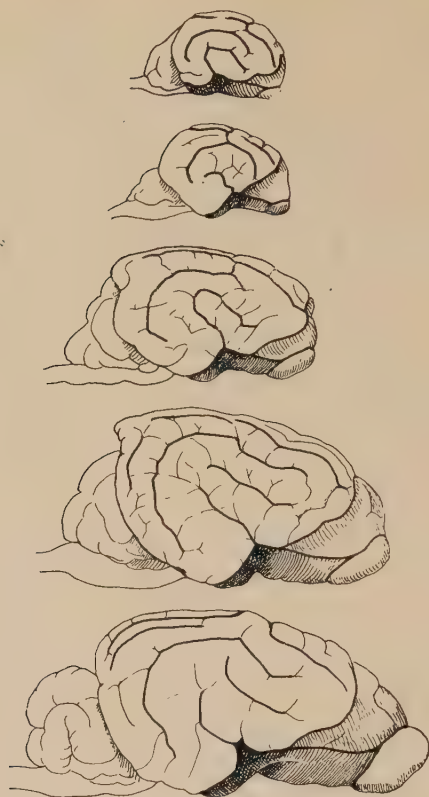


Abb. 14. Wolfsspitzhirne seitlich

Von oben nach unten: Nr. 186. neonat; Nr. 189, 6 Tage; Nr. 195, 4 Wochen; Nr. 205, 2 Monate;
Nr. 204, adult



Abb. 15. Wolfsspitzhirne von unten

Von links nach rechts: Nr. 189, 6 Tage; Nr. 195, 4 Wochen; Nr. 205, 2 Monate

ziemlich geradlinig. Das Kleinhirn ist breit und von den Großhirnhemisphären nur geringfügig überlappt. Der Wurm ist vor allem im caudo-basalen Teil gut entwickelt.

Gehirn Nr. 189, 6 Tage alt, Körpergewicht 325 g, Hirngewicht 10,8 g.

Das Gehirn des 6 Tage alten Tieres macht im ganzen einen breiteren Eindruck, vorwiegend in dem dorsal der Suprasylvia gelegenen Abschnitt. Die Furchung ist vor allem im occipitalen Teil noch relativ gering. Die Vorderbegrenzung des Orbitalappens steht fast senkrecht, ist unten jedoch etwas zurückgeschoben. Der Lobus sigmoideus ist breit, in ihm befinden sich deutliche, aber flache Furchen. Im Occipitalgebiet hat sich der Gyrus marginalis stärker nach hinten und in caudalen Teilen auch stärker nach oben vorgeschoben. Vor allem fällt aber eine starke Entwicklung der Gyri zwischen der Fissura suprasylvia und lateralis auf. Auch der Lobus temporalis posterior hat sich deutlich verbreitert. Seine Hauptachse, ebenso wie die Sylvii stehen nicht mehr senkrecht, sondern sind leicht nach hinten geneigt. Die Bulbi sind in der Aufsicht noch völlig verborgen. Der Pedunculus olfactorius erscheint ausgesprochen kurz. Die hintere Begrenzung der Großhirnhemisphären ist noch steil, so daß das Kleinhirn noch recht wenig überdeckt wird. Im Kleinhirn sind die Hemisphären noch wenig entwickelt, während besonders der caudo-basale Teil des Wurms stark ausgeprägt ist.

Gehirn Nr. 193, 2 Wochen alt, Körpergewicht 700 g, Hirngewicht 23,5 g.

Das Gehirn des 2 Wochen alten Tieres macht noch immer einen breiten und rechteckigen Eindruck. Trotzdem ist es insgesamt gestreckter, da sich im Lobus sigmoideus die rostro-lateralen Bezirke stärker nach vorn geschoben haben und im Occipitalhirn ebenfalls ein stärkeres Wachstum der caudo-lateralen Gebiete eingetreten ist. Der Lobus orbitalis hat sich zwar vergrößert, da sich aber der Lobus sigmoideus stark nach vorn geschoben hat, ist die vordere Begrenzungslinie des Orbitalappens immer noch ziemlich senkrecht. Der Lobus orbitalis selbst erscheint in der Aufsicht sehr kurz, aber recht breit. Der Occipitalteil ist in seinem vorderen Bereich recht hoch. Der Gyrus marginalis wird von den

weiter seitlich liegenden Gyri überwölbt. Dadurch kommt es zu einer eigentümlichen Absatzbildung im Lobus occipitalis. Der Gyrus suprasylvius caudalis hat sich stark vergrößert, ebenso wie der Temporallappen, der vor allem stark nach vorn unten gewachsen ist. Die hintere Hirnbegrenzung ist recht steil. Der Lobus pyriformis ist sehr schmal, während der Pedunculus olfactorius breit und kurz wirkt. Insgesamt ist der Riechlappen noch wenig modelliert. Der Pedunculus biegt rostral leicht nach oben auf, der Rhinalisknick ist stärker geworden. Das Kleinhirn wird verhältnismäßig stark von den Großhirnhemisphären überlappt. In seinem Wurm ist besonders die Pyramis stark ausgebildet, während die Hemisphären noch gering entwickelt sind.

Gehirn Nr. 195, 4 Wochen alt, Körpergewicht 1175 g, Hirngewicht 37,1 g.

Erst bei diesem Gehirn ist die Furchung ausgeprägter. In der Aufsicht erscheint die Gesamtform immer noch ziemlich rechteckig. Der Lobus sigmoideus hat sich stärker gestreckt und dadurch den oberen Teil des Orbitallappens nach vorn geschoben, so daß die vordere Hirnbegrenzung immer noch senkrecht steht. Dorsomedial ist der Orbitallappen deutlich erhöht. Das Occipitalgebiet zeigt eine Verlängerung und Verbreiterung des Gyrus marginalis. Der Occipitalpol wird jedoch immer noch vom Gyrus ectolateralis gebildet. Der durch die starken Wachstumsverschiedenheiten zwischen Gyrus marginalis und Gyrus ectolateralis entstehende Absatz ist in diesem Gehirn noch stärker ausgeprägt, so daß die durch ihn gebildete vom Kleinhirn ausgefüllte Höhlung breiter und größer ist. Der Lobus temporalis ist breit, nach unten vorgewölbt und ventral nur wenig nach vorn geschoben, so daß die Sylvii noch fast senkrecht steht. Im Zusammenhang damit ist die hintere Hirnbegrenzung immer noch recht steil. In der Aufsicht sind die Bulbi noch völlig verdeckt. Der Lobus rhinalis bleibt breit und kurz.

Gehirn Nr. 205, 2 Monate alt, Körpergewicht 4000 g, Hirngewicht 65,4 g.

Das Gehirn ist insgesamt gestreckter und zugespitzter, da der Orbitallappen stärker nach vorn ausgewachsen ist und der occipitale Hirnteil breiter wurde. Der Orbitallappen ist besonders im

basalen Abschnitt nach vorn geschoben, so daß die bisher senkrechte vordere Begrenzung im Zusammenhang mit diesen Wachstumsvorgängen schräger gestellt ist. Der Gyrus centralis nasalis ist größer geworden und hat sich im Zusammenhang mit den Veränderungen des Orbitallappens gehoben. Nun zeigt auch der Gyrus marginalis deutliches Wachstum. Dadurch wird der die jugendlichen Gehirne kennzeichnende Absatz zwischen Gyrus marginalis und ectolateralis mehr ausgeglichen. Es fehlt jedoch noch ein deutlich vorspringender Occipitalpol. Das Gehirn ist insgesamt höher geworden, die hintere Begrenzung dagegen verläuft flacher. Der Gyrus compositus anterior hat sich noch stärker nach vorn geschoben und im Zusammenhang damit ist der Rhinalisknick schärfer geworden. Der Lobus rhinalis ist jetzt stärker modelliert, sein vorderer Anteil immer noch breit und kurz. Der Lobus pyriformis bleibt auffallend schlank. Die Fissura rhinalis anterior ist etwas aufgebogen, die Bulbi überragen jedoch den Frontalpol kaum. Das Kleinhirn zeigt zu jenem des 4 Wochen alten Tieres keine Veränderungen.

Gehirn Nr. 204, ausgewachsen, Körpergewicht 17500 g, Hirngewicht 85,4 g.

Das Gehirn des erwachsenen Tieres wirkt zugespitzter und schlanker als das des 2 Monate alten. In seiner Oberflächenmodellierung ist es grob. Der Lobus sigmoideus hat sich absolut kaum noch vergrößert. Der Lobus orbitalis ist im basalen Teil noch stärker gewachsen, dadurch liegt die vordere Hirnbegrenzung jetzt noch flacher. Der Gyrus marginalis hat sich nach hinten noch beträchtlich vergrößert und übernimmt jetzt die Bildung des Occipitalpols. Da sich auch das in Verlängerung des Gyrus ectolateralis gelegene Gebiet ausgedehnt hat, zeichnet sich jetzt der Occipitalpol durch eine gleichmäßig gerundete Begrenzungslinie aus. Die Fissura rhinalis anterior ist leicht aufgebogen, die Bulbi überragen den Frontalpol nur wenig. Insgesamt wirkt der Lobus rhinalis massiger und breiter als beim 2 Monate alten Hirn. Der Lobus pyriformis ist wiederum überraschend schlank. Im Kleinhirn ist der Tuber vermis jetzt stark hervorgetreten. Die Pyramis dagegen wächst nicht mehr. Die Kleinhirnhemisphären haben sich noch stark entwickelt, werden aber vom Großhirn bei weitem nicht mehr so stark überwölbt.

Chow-Chow (Abb. 16)

Gehirn Nr. 202, 3 Tage alt, Körpergewicht 220 g. Hirngewicht 12,5 g.

Das Gehirn hat insgesamt eine rechteckige, im Occipitalhirn etwas breitere und ziemlich hohe Form. Der Orbitallappen ist im basalen Teil noch gering entwickelt, die Fissura rhinalis rostral



Von links nach rechts: Nr. 203, 3 Tage; Nr. 237, 4 $\frac{1}{2}$ Monate;



Abb. 16. Chow-Chow-Hirne von oben
Nr. 191, 196, 197, adult

etwas nach unten gebogen. Die vordere Begrenzung des Orbitallappens ist fast senkrecht. Die Fissura cruciata ist tief eingespalten. Der Lobus sigmoideus ist mehr oder weniger eckig und nach vorn seitlich absinkend. Insgesamt hat dieser Hirnteil eine ziemlich waagerechte Lage. Das Occipitalgebiet ist noch recht kurz, vor allem im Bereich des Gyrus marginalis. Die Begrenzung des

Hinterhirns ist stark gerundet. Der Pol wird, weit von der medianen Sagittale entfernt, durch den Gyrus ectolateralis gebildet. Der Temporallappen steht ziemlich senkrecht und ist noch gering entwickelt. Dadurch setzt sich das besser entwickelte Gebiet des Gyrus ectolateralis deutlich ab. Der Lobus rhinalis ist gut modelliert und relativ breit. Der Rhinalisknick ist stark, die Bulbi noch völlig versteckt. Der Pedunculus olfactorius ist recht kurz. Das Kleinhirn erscheint ziemlich gleichmäßig entwickelt, der Wurm jedoch relativ groß. Insgesamt ist es nur wenig von den Hemisphären überlappt.

Gehirn Nr. 237, $4\frac{1}{2}$ Monate alt, Körpergewicht 8400 g, Hirngewicht 60,3 g.

Das Gesamthirn ist schon ziemlich gut entwickelt und insgesamt gestreckter und zugespitzt. Das Vorderhirn ist noch verhältnismäßig kurz. Der Basalteil des Orbitallappens ist gestreckt, die Fissura rhinalis vorn etwas aufgebogen. Der obere Teil des Orbitallappens ist dorsal vorgewölbt und fällt schräg nach vorn ab. Der Lobus sigmoideus erscheint rechteckig vorspringend und in der Seitenansicht stärker nach oben vorgeschoben. Der Caudalpol befindet sich in Verlängerung des Gyrus ectolateralis. Der Temporallappen verläuft schräg nach vorn unten und im Zusammenhang damit sind auch die hintere Hirnbegrenzung und die Fissura Sylvii schräg gestellt. Der Lobus rhinalis ist breit, kurz und wenig modelliert. Der Rhinalisknick ist nicht stark. Der Bulbus überragt den Frontalpol etwa zur Hälfte. Der Pedunculus ist rostral deutlich aufgebogen und steiler gestellt als bei den jüngeren Hirnen. Im Kleinhirn ist der Tuber vermis stark vorspringend und macht einen fast fertig entwickelten Eindruck.

Gehirn Nr. 191, 196 und 197, ausgewachsen, Körpergewicht um 22000 g, Hirngewicht 72, 87 und 90 g.

Die Form dieser Gehirne ist recht verschieden. Das schwerste und das leichteste Gehirn stimmen weitgehend überein, während das 87 g schwere kürzer und gedrungener wirkt. Bei den beiden schlanken Gehirnen ist der Orbitallappen mäßig vorgeschoben, die Dorsalseite etwas gewölbt und schräg nach vorn abfallend. Der Lobus sigmoideus ist deutlich entwickelt, so daß die Gehirne eine mehr oder weniger eckige Form haben. Der Gyrus marginalis bildet den Occipitalpol, der sagittal gerundet und seitlich

ziemlich gerade verläuft. Da der Gyrus compositus caudalis stark nach vorn geschoben ist, ist die Sylvii ziemlich schräg gestellt. Der Temporallappen beugt sich stark nach lateral aus. Der Lobus rhinalis ist insgesamt gut modelliert, noch recht breit, vorn aber gestreckter. Der Bulbus überragt den Frontalpol deutlich und sitzt an einem vorn aufgebogenen Pedunculus. Das Tuberculum olfactorium tritt als deutliche Vorwölbung hervor. Das kurze Chow-Chow-Gehirn (87 g) hat einen stärker zugespitzten Frontallappen, da dessen Dorsalseite nicht nach oben ausgewölbt, sondern eingedellt erscheint. Das Gebiet des Gyrus centralis zeigt gegenüber den übrigen Gehirnen dieser Rasse kaum Unterschiede. Der Lobus sigmoideus tritt stärker hervor. Bedeutend kürzer ist bei gleicher absoluter Breite das Occipitalgebiet oberhalb der Suprasylvia, die mit ihren Formbesonderheiten sonst mit den anderen Gehirnen übereinstimmt. Der Gyrus compositus erstreckt sich weniger weit nach vorn, dadurch steht die Fissura Sylvii steiler. Der Temporallappen dehnt sich lateral mehr aus. Der Allocortex wirkt eher schlanker als bei den beiden anderen Gehirnen. Das Kleinhirn wird nur wenig überlappt und zeigt gegenüber den anderen Gehirnen erwachsener Chow-Chow keine Formbesonderheiten.

Schäferhund (Abb. 17, 18)

Gehirne Nr. 166 und 172, 2 Neonate, Körpergewicht 480 und 490 g, Hirngewicht 10,2 und 11,2 g.

Es stehen Gehirne von Neugeborenen aus verschiedenen Würfen zur Verfügung, die verschieden weit entwickelt sind. Das leichtere Gehirn (10,2 g) ist etwas geringer gefurcht, flacher und schmaler. Es wirkt zwar recht massig, ist jedoch etwas gestreckter, dabei aber insgesamt rechteckig. Das schwerere Gehirn ist fast quadratisch. Der Orbitallappen ist bei beiden Gehirnen noch ungefurcht und fällt nach vorn rund und ziemlich steil ab. Im Gebiet des Gyrus centralis zeigt das schwerere Gehirn eine etwas größere Breite, die auch im Lobus sigmoideus ausgeprägt ist. Das Occipitalhirn ist bei beiden Gehirnen ähnlich, Breite und Länge stimmen überein. Die Furchen sind beim schwereren Gehirn etwas deutlicher. Der Occipitalpol wird vom Gyrus ectolateralis gebildet. Der Gyrus marginalis ist noch wenig entwickelt und kürzer. Die hintere Hirnbegrenzung ist gerundet. Der Tem-

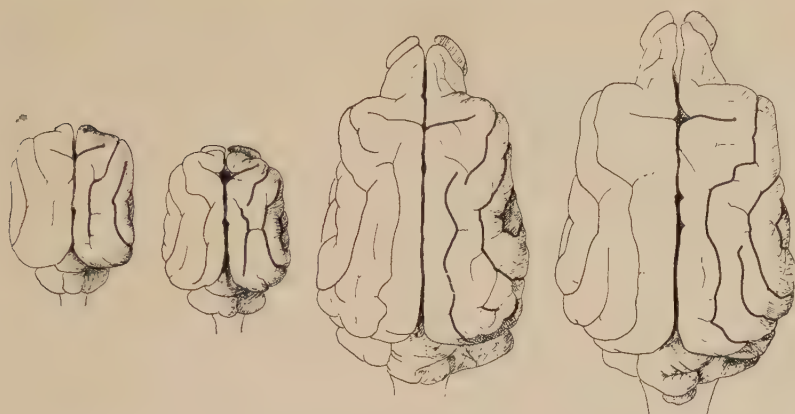


Abb. 17. Deutsche Schäferhundhirne von oben

Von links nach rechts: Nr. 166, 171, neonat; Nr. 209, 9 Wochen; Nr. 231, adult

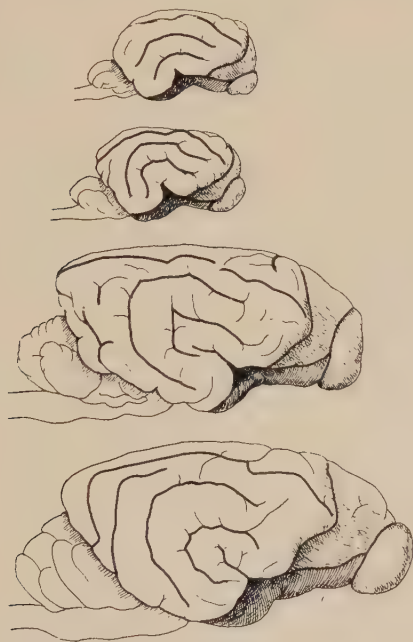


Abb. 18. Deutsche Schäferhundhirne seitlich

Von oben nach unten: Nr. 166, 171, neonat; Nr. 209, 9 Wochen; Nr. 231, adult

porallappen ist beim leichteren Gehirn schräg nach hinten unten gerichtet, während er beim größeren ziemlich senkrecht steht und insgesamt höher ist. Daher verläuft auch die hintere Begrenzungs-

linie beim schweren Gehirn etwas flacher. Bei diesem Gehirn ist der Gyrus temporalis lateralwärts weiter vorgewölbt. Er ist auch im Lobus rhinalis deutlich breiter und modellierter. Die Fissura rhinalis ist stärker geknickt. Bei beiden Gehirnen überragen die Bulbi den Frontalpol schon erheblich. Die Pedunculi sind leicht aufgebogen.

Gehirn Nr. 209, 9 Wochen alt, Körpergewicht 6000 g, Hirngewicht 68,3 g.

Dieses Gehirn zeichnet sich durch eine außerordentlich schlanke Form aus, da der Orbitallappen schon recht weit vorgezogen ist. Er ist schmal, weist aber eine deutliche Furchung auf. Der basale Anteil ist noch kurz. Der Lobus sigmoideus ist schon stark entwickelt und zeigt gegenüber den erwachsenen Tieren kaum Unterschiede. Das Hinterhirn ist breit. Im Lobus occipitalis stimmt die Länge der Gyri mit der ausgewachsener Tiere nahezu überein. Die Hirnwindungen sind sehr gewunden. Der Gyrus marginalis schiebt sich deutlich nach hinten vor und bildet den Occipitalpol. Der Gyrus compositus posterior ragt sehr weit nach vorn vor, so daß die Sylvii in ihrem unteren Abschnitt fast waagrecht liegt. Der Lobus rhinalis ist scharf modelliert, die Fissura rhinalis sehr stark geknickt. Der Bulbus überragt den Frontalpol nur wenig. Der Pedunculus ist etwas aufgebogen und in seinem Querschnitt steil gestellt. Insgesamt ist der Lobus rhinalis recht schlank. Im Kleinhirnwurm sind vor allem Tuber vermis und Culmen entwickelt, während die Hemisphären noch nicht voll entwickelt sind. Das Kleinhirn wird wenig überlappt.

Gehirn Nr. 231, 7 Jahre alt, Körpergewicht 28 500 g, Hirngewicht 88 g.

Das Gehirn dieses ausgewachsenen Tieres wirkt bedeutend massiger, obgleich die absoluten Maße nur noch geringe Veränderungen erfahren haben. Aber die Konvexität wird breiter und flacher. Der Orbitallappen wächst vor allem im basalen Abschnitt. Auch die dorsale Zone vergrößert sich, was sich in einer leichten Aufwölbung äußert. Insgesamt wird der Lobus orbitalis breiter und im Zusammenhang damit der Lobus sigmoideus etwas angehoben. Im Occipitalabschnitt hat sich der Gyrus marginalis etwas verbreitert und weiter nach caudal vorgeschoben. Der Gyrus compositus posterior ist etwas breiter geworden und

springt lateral stärker vor. Der Lobus rhinalis ist gut modelliert, aber nicht mehr so stark wie in der Vorstufe. Er ist schmal und schlank, vor allem in seinem vorderen Anteil. Der Pedunculus ist vorn deutlich aufgebogen, die Bulbi überragen den Frontalpol erheblich. Das Kleinhirn wird von den Großhirnhemisphären sehr weit überlagert. Es erscheint insgesamt nur gering entwickelt.

Boxer (Abb. 19, 20)

Gehirn Nr. 76, Neonat, aber Frühgeburt, Körpergewicht 270 g, Hirngewicht 5,5 g.

Das Hirn ist kennzeichnend für eine Reihe von 7 Hirnen zu früh geborener Boxer. Die Hirne sind insgesamt kurz und breit. An Stellen, an denen sich später die Furchen ausprägen, sind im vorderen Hirnteil grubenartige Eindrücke vorhanden, die *Cruciata* und *Praesylvia* sind schon tiefer. Auch die *F. Sylvii* ist nur als flache Grube ausgebildet, so daß die Insel noch frei liegt. In der hinteren Hirnhälfte sind noch keine Furchen angedeutet. Der Lobus orbitalis erstreckt sich in seinen basalen Anteilen recht weit caudal; er wirkt daher relativ groß. Seine vordere Begrenzung steht senkrecht, so daß er in der Ansicht von oben unter dem Lobus sigmoideus verborgen bleibt. Die *Cruciataspalte* klappt, die *Fissura* selbst läuft schräg nach vorn außen. Der Lobus sigmoideus mit gut ausgeprägter Furchung wirkt recht breit und grenzt sich verhältnismäßig klar gegen die anderen Gebiete ab. Der noch gering entwickelte Lobus occipitalis ist völlig ungefurcht und daher nur unsicher abgrenzbar. Auch der Lobus temporalis ist in der Entwicklung noch weit zurück. Die gerundete hintere Hirnbegrenzung ist im Gesamtverlauf steil. Der Lobus rhinalis fällt durch Kürze und Breite auf, die ihn begrenzende *Fissura rhinalis* ist nur in ihrem vorderen Bereich deutlich. Die Bulbi liegen unter den Orbitallappen des Hirnes.

Gehirn Nr. 182, 260, Neonat, Körpergewicht 220 g, 460 g, Hirngewicht 10,3 g, 11,0 g.

Unter den voll ausgetragenen Neonaten zeigt sich eine bemerkenswerte Erscheinung. Zwei verschiedene Hirnformen lassen sich herauschälen, und diese Formen finden sich auf allen Größenstufen wieder. Ähnliche Formverschiedenheiten beschrieb Piltz (1951) für Schädel von Bully. Daß die gleichen Typen beim

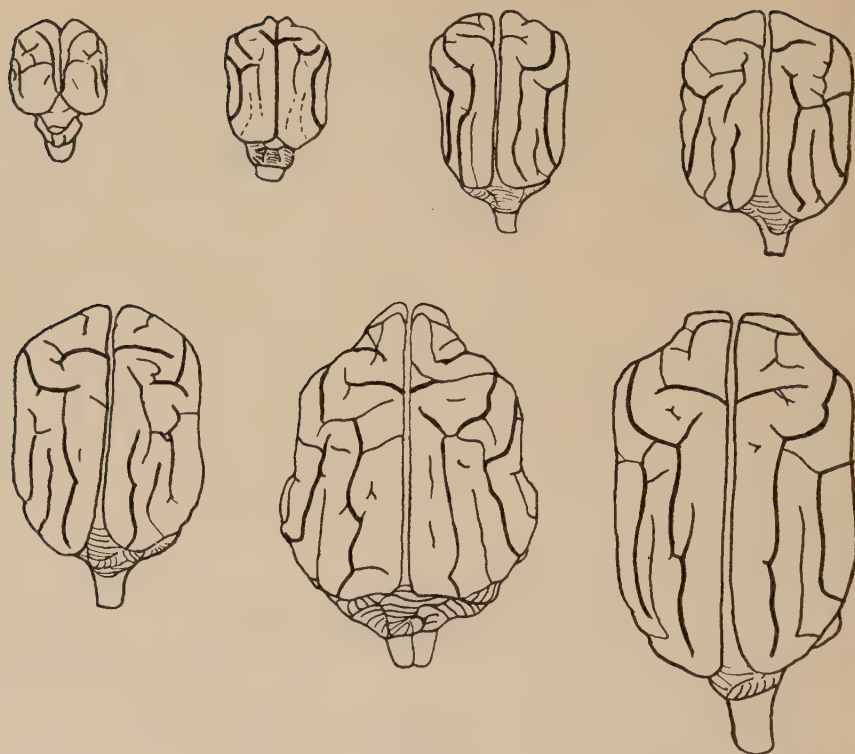


Abb. 19. Boxerhirne von oben

Von links nach rechts: Nr. 75, 182, neonat; Nr. 264, 7 Tage; Nr. 265, 2 Wochen; Nr. 300, 4 Wochen;
Nr. 91, 2 Jahre; Nr. 91a, adult

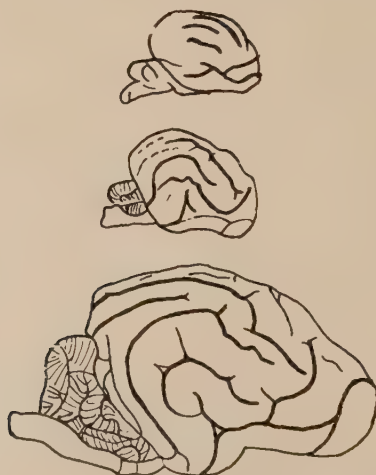


Abb. 20. Boxerhirne seitlich

Von oben nach unten: Nr. 75, 192, neonat; Nr. 91, 2 Jahre

Boxer auftreten, ist bemerkenswert. Sie lassen sich auch im gleichen Wurf feststellen, obgleich sich die Jungtiere einer Zuchthündin durch Häufung einer Form auszeichnen können. Die beiden Hirnformen unterscheiden sich dadurch, daß beim Typ A der hintere Hirnteil bemerkenswert schmal und hoch ist, während der Typ B ein hinten breiteres und flacheres Hirn hat, was die Abbildungen veranschaulichen. Die Furchenentwicklung ist bei beiden Typen gegenüber den Frühgeburten deutlich fortgeschritten, jedoch im caudo-dorsalen Hirnbereich sind die Furchen erst durch flache Gruben angedeutet. Die *Cruciata* verläuft ziemlich senkrecht zur medialen Sagittalen, der Spalt ist geschlossen. Die deutlich von Furchen begrenzte Insel ist eingesenkt, aber noch frei sichtbar. Der Lobus orbitalis zeigt gegenüber den Frühgeburten kaum Veränderungen. Der Lobus sigmoideus wirkt bei Typ A ausgesprochen breit und massig. Hier liegt auch die größte Hirnbreite. Bei Typ B ist er länger, schlanker und weniger gefurcht. Das Hinterhirn ist bei A ausgesprochen schmal, bei B liegt hier die größte Breite des Hirns. Der Lobus temporalis posterior ist bei A schlank, hoch, bei B breit und gedrunken. Die hintere Hirnbegrenzung verläuft schräger als bei den Frühgeburten, da der Temporallappen vor allem nach vorn und unten ausgewachsen ist. Der Lobus rhinalis ist noch breit, aber gestreckter, die *Fissura rhinalis* überall deutlich. Die Bulbi sind noch unter dem Orbitallappen verborgen, bei A ausgeprägter als bei B, wo sie sich bis an den Frontalpol verschieben.

Gehirn N. 264, 7 Tage alt, Körpergewicht 732 g, Hirngewicht 16,9 g

Von einwöchigen Boxern standen uns 3 Hirne des Typus A zur Verfügung. Diese zeigen übereinstimmende Verhältnisse. Im Gesamteindruck hat sich das Hirn vom Typ A gegenüber den Neonaten nicht geändert. Das ziemlich rechteckige Gehirn zeigt überall wohlentwickelte Furchen, Nebenfurchen zeichnen sich ab: das endgültige Furchenbild ist bereits ausgebildet. Der Lobus orbitalis überragt den Lobus sigmoideus jetzt stärker, die vordere Hirnbegrenzung steht noch senkrecht. Im Lobus sigmoideus steht die *Cruciata* senkrecht zur medianen Sagittalen. In der Ansicht von unten zeichnet sich eine starke Entwicklung besonders auffällig ab. Vom Gyrus marginalis aus fällt im Occipitalbereich die Kontur des Hirns lateralwärts steilspitzbogig ab, die größte Breite wird erst im unteren Temporallappen erreicht. Der hintere Teil

des Temporallappens erscheint unterhalb des Gyrus ectosylvius eingezogen. Das stärkere rostro-ventral gerichtete Wachstum des Temporallappens hat eine schrägere Lage der hinteren Hirnbegrenzung zur Folge; der Lobus temporalis posterior hat sich ventral verbreitert. Die deutlich von Furchen begrenzte Insel liegt noch frei. Der Lobus rhinalis hat sich besonders im caudalen Bereich gestreckt, während der Pedunculus olfactorius bei diesem Gehirn noch sehr kurz und gedrunken ist. Die Bulbi liegen noch deutlich unter dem Frontalhirn.

Gehirn Nr. 265, 2 Wochen alt, Körpergewicht 1000 g, Hirngewicht 26,3 g.

Grundsätzlich hat sich in der Furchenausprägung kein Wandel gegenüber dem 7 Tage alten vollzogen. Wenn dieses Gehirn trotzdem gesondert besprochen wird, so ist dies durch die Tatsache begründet, daß es sich um einen Vertreter des Typus B, also eines gerundeten, breiten Hirns, handelt. Der Lobus orbitalis ist auch hier vorn nur wenig über den Lobus sigmoideus geschoben. Die vordere Hirnbegrenzung ist noch senkrecht; die Aufbiegung der vorderen Hirnbegrenzung vollzieht sich also recht spät. Im Occipitalbereich ist das geringe seitliche Absinken der Hirnkontur hervorzuheben, was sich im Gegensatz zu Typ A in einer ausgesprochenen dorsalen Rundung kundtut. Die hintere Hirnbegrenzung ist steiler, der hintere Hirnanteil insgesamt niedriger als bei Typ A. Auch diese Eigenarten des Typs B erhalten sich bis zum erwachsenen Hirn. Der Lobus rhinalis ist gut modelliert und besonders im Pedunculus olfactorius ausgesprochen kurz, die Bulbi liegen noch unter dem Vorderhirn.

Gehirn Nr. 300, 4 Wochen alt, Körpergewicht 1700 g, Hirngewicht 42,3 g.

Es handelt sich um ein Gehirn vom Typ A. Gegenüber dem jüngeren Hirn zeigt sich eine stärkere Entwicklung des Lobus orbitalis. Im Temporalbereich ist das Gehirn breiter geworden, so daß die Unterschiede zwischen vorderer und hinterer Hirnbreite geringer werden. Eine Eindellung ist nicht mehr vorhanden. Noch immer liegt der Bulbus unter dem Frontalhirn.

Aus einer größeren Anzahl von erwachsenen Boxerhirnen seien nur je ein Vertreter beider Typen beschrieben. Bei beiden Typen erscheint das Gehirn der ausgewachsenen Tiere schlanker

und spitzer auslaufend, aber Typ A ist allgemein schlanker als B, was besonders im hinteren Hirnanteil der Fall ist. Dadurch wirkt der Lobus sigmoideus bei A breit und betont; er erscheint überhaupt im Boxerhirn besonders massig. Klare Unterschiede zwischen den Typen zeigen sich im Lobus occipitalis; er ist bei A schmal, läuft spitz aus, dadurch verläuft die hintere Hirnbegrenzung deutlich schräger nach vorn unten als bei B, Unterschiede, die sich in der Lage des gesamten Lobus temporalis posterior ausprägen. Der Lobus rhinalis hat eine weitere deutliche Streckung erfahren, überwiegend der Pedunculus olfactorius. Die Bulbi olfactorii überragen das Frontalhirn nur geringfügig.

Königspudel (Abb. 21)

Gehirn Nr. 34, Neonat, Körpergewicht 470 g, Hirngewicht 11,7 g.

Aus einer größeren Zahl neugeborener Königspudel ist dieses Hirn als kennzeichnend ausgewählt worden. Neugeborene Königspudel haben insgesamt ein \pm quadratisch geformtes Hirn. In diesem sind die Hauptfurchen im vorderen Hirnteil bereits gut entwickelt, sie schieben sich in den Occipitalteil vor. Die Cruciata ist noch etwas schräg nach vorn gestellt, der Spalt noch nicht geschlossen. Die deutlich von Furchen umgrenzte Insel liegt noch frei. Der Lobus orbitalis ist noch gering entwickelt, überragt aber in der Aufsicht den Lobus sigmoideus deutlich. Die vordere Hirnbegrenzung hat bereits einen leicht nach vorn unten geneigten Verlauf. Der Lobus sigmoideus wirkt recht breit und massig und springt seitlich eckig hervor. Der Occipitalbereich ist von geringer Ausdehnung. Der Gyrus marginalis ist ausgesprochen kurz und schwach entwickelt, dadurch ist der Occipitalpol ziemlich weit lateralwärts gelagert. Das Temporalgebiet ist nach ventral hin wenig entwickelt, in Verbindung damit ist der Verlauf der Rhinalis ziemlich geradlinig. Der Lobus rhinalis zeigt keine Besonderheiten, der Bulbus olfactorius ist bereits etwas nach vorn geschoben, so daß er in der Aufsicht hervortritt.

Gehirn Nr. H 38, 2 Wochen, Körpergewicht 1500 g, Hirngewicht 29 g.

Insgesamt wirkt das Gehirn gestreckter, nach vorn zugespitzt und ziemlich flach. Die Furchung ist voll ausgeprägt, Nebenfurchen sind recht zahlreich. Der Lobus orbitalis hat sich vor allem im ventralen Anteil gestreckt, so daß die vordere Hirnbe-

grenzung schräger abfällt. Im Lobus sigmoideus verläuft die Cruciata jetzt senkrecht zur Mittelebene, der Cruciataspalt ist geschlossen. Im Occipitalhirn hat sich der Gyrus marginalis relativ stärker entwickelt, er ragt weiter nach hinten, ohne jedoch schon die Bildung des Occipitalpols zu übernehmen. Das Temporalgebiet hat sich deutlich verbreitert. Der Lobus temporalis posterior erstreckt sich weiter nach vorn und unten, der Lappen ins-

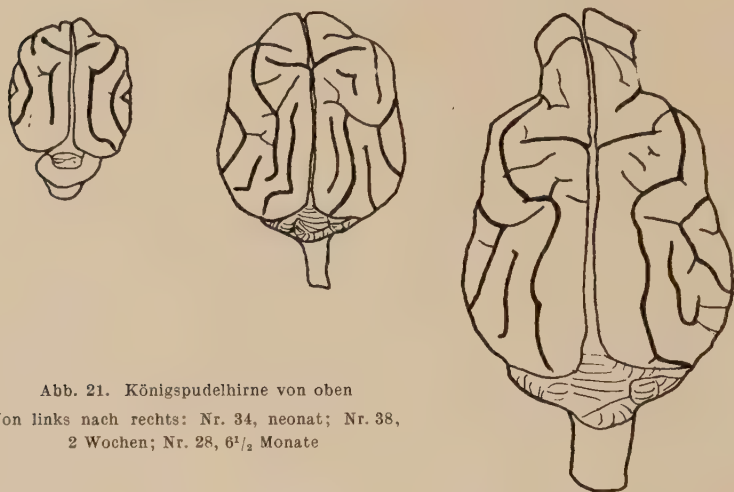


Abb. 21. Königspudelhirne von oben

Von links nach rechts: Nr. 34, neonat; Nr. 38, 2 Wochen; Nr. 28, 6½ Monate

gesamt ist schräger gestellt als beim Neonaten. Die Insel ist verdeckt, die Fissura rhinalis schärfer geknickt. Der Lobus rhinalis wirkt ausgesprochen zierlich. Während der Lobus pyriformis lang und schlank erscheint, ist der Pedunculus olfactorius kurz und gedrunken. Die Bulbi überragen den Orbitallappen noch nicht.

Erwachsen. Die Hirne erwachsener Königspudel sind insgesamt schlank und vorn spitz auslaufend. Über Einzelabweichungen wird einer unserer Mitarbeiter berichten. Hier nur folgendes: die Windungen wirken wenig profiliert. Der Lobus orbitalis ist vor allem in den basalen Teilen stark entwickelt und erscheint daher aufgebogen. Die Vorderhirnbegrenzung verläuft ausgesprochen flach nach vorn abfallend. Der Lobus sigmoideus hat sich relativ weniger, das Occipital- und Temporalgebiet stärker entwickelt. Besonders schob sich der Gyrus marginalis nach hinten vor, so daß er jetzt den Occipitalpol bildet. Der Temporalappen ist relativ breiter geworden. Der Lobus rhinalis ist auch

bei den Hirnen ausgewachsener Königspudel relativ klein. Durch eine stärkere Streckung zeichnet sich der Pedunculus olfactorius aus. Die Bulbi überragen jetzt den Frontalpol deutlich.

Zwergpudel (Abb. 22)

Gehirn Nr. 119, Neonat Körpergewicht 210 g, Hirngewicht 9,5 g.

Die Hirne neugeborener Zwergpudel sind in Form und Furchen-
ausbildung sehr variabel. Die Körpergewichte und dementspre-
chend auch die Hirngewichte sind sehr verschieden. Bei den
Zwergpudeln wird deutlich, daß die Größe des neugeborenen
Tieres die Hirngröße und damit auch den Entwicklungsstand des

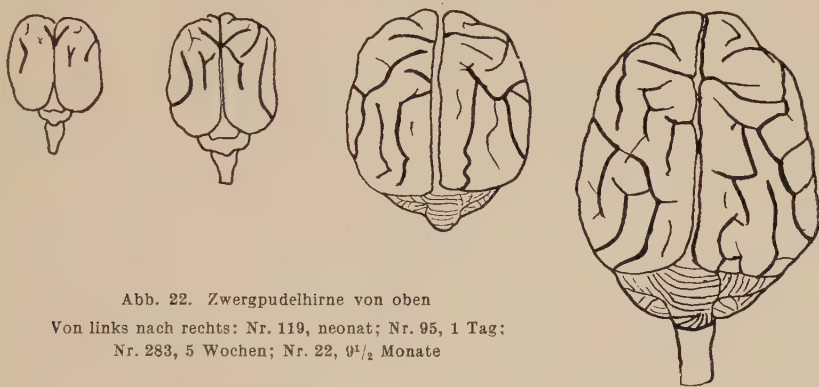


Abb. 22. Zwergpudelhirne von oben
Von links nach rechts: Nr. 119, neonat; Nr. 95, 1 Tag;
Nr. 233, 5 Wochen; Nr. 22, 9½ Monate

Gehirns wesentlich beeinflussen kann. Ein nur 4,3 g schweres
Hirn von einem 88 g schweren Neonaten einer besonders kleinen
Mutter war noch völlig ungefurcht, während die normalerweise
etwa 150 g wiegenden neonaten Zwergpudel ein Hirngewicht
von 8–9 g haben. Trotzdem läßt sich generalisierend sagen, daß
die Furchen des Occipitalbereiches wenig ausgeprägt sind. In der
Aufsicht sind die Gehirne \pm quadratisch, der Lobus orbitalis tritt
nur wenig hervor. Die Cruciata verläuft nur bei sehr kleinen
Hirnen schräg nach vorn, sonst steht sie bei neugeborenen Zwerg-
pudeln senkrecht zum medianen Sagittalen. Der Cruciataspalt ist
geschlossen. Der Occipitalbereich ist kurz und breit, der Lobus
temporalis posterior tritt wenig nach unten hervor, dadurch er-
scheint die Fissura rhinalis gestreckt. Der Lobus rhinalis ist sehr
breit und ausgesprochen kurz. Der Bulbus liegt unter dem Orbi-
tallappen verborgen.

Gehirn Nr. H 32, 5 Wochen alt, Körpergewicht 450 g, Hirngewicht 28 g.

Das Hirn kann noch als ziemlich quadratisch bezeichnet werden, obwohl das Hinterhirn etwas breiter ist. Das endgültige Furchenbild ist vorhanden. Der Lobus orbitalis hat sich vergrößert, überragt aber den Lobus sigmoideus nur geringfügig. Die Vorderhirngrenze verläuft noch senkrecht. Der Occipitallappen hat sich besonders nach caudal gestreckt, während der Temporallappen sich weiter nach unten und vorn ausgedehnt hat, so daß die Rhinalis jetzt stärker abgeknickt ist. Der Lobus rhinalis wirkt auf den mittleren Größenstufen recht klein, er ist breit und kurz. Der Bulbus olfactorius liegt noch unter dem Hirn.

Gehirn Nr. 130, 10 Wochen alt, Körpergewicht 1350 g, Hirngewicht 54 g.

Das Hirn des 10wöchigen Zwergpudels entspricht in seinen Formen und Proportionen bereits dem des erwachsenen. Das Hirn wirkt gestreckter, da es hinten relativ breiter und der Lobus orbitalis gestreckter geworden ist. Der Lobus sigmoideus ist gegenüber der Vorstufe in der Proportionierung unverändert. Eine deutliche Weiterentwicklung zeichnet den Temporalbereich aus. Der Lobus hat sich, von der Seite betrachtet, schräger gestellt, die Rhinalis erscheint dadurch stärker abgeknickt. Der Lobus rhinalis ist deutlich schlanker geworden, besonders durch eine Streckung der Pedunculi olfactorii. Die Bulbi olfactorii überragen den Orbitallappen nur sehr wenig.

Von den folgenden Rassen liegen keine Entwicklungsserien vor, sondern nur einzelne Hirne erwachsener oder halberwachsender Tiere, doch es befinden sich unter diesem Material Hirne besonders kleiner oder kurzköpfiger Rassen. Verschiedentlich ist die Meinung vertreten worden, daß sich deren Eigenarten durch Retention jugendlicher Merkmale deuten ließen. Eine Verwertung dieses, wenngleich noch lückenhaften Materials scheint uns zur Klärung dieser allgemeineren Problematik geboten.

Mops

Von 2 Hirnen annähernd ausgewachsener Möpse sei das Gehirn Nr. 85, 7 Monate alt Körpergewicht 4200 g, Hirngewicht 74,5 g beschrieben.

Das Gehirn ist verhältnismäßig hoch, wirkt aber in der Aufsicht insgesamt schlank, da es nicht sehr breit ist. Nur der

Orbitallappen zeichnet sich durch eine auffallend geringe Entwicklung aus. Er ist breit, im basalen Teil jedoch kurz und im dorsalen Abschnitt etwas aufgewölbt. Die vordere Begrenzungslinie fällt aus diesem Grunde fast senkrecht ab. Der Gyrus centralis nasalis buchtet sich weit nach vorn aus. Er drängt den Gyrus sigmoideus nach unten, so daß dieser weniger stark hervortritt. Eine starke Abwärtskrümmung der Ecto- und Suprasylvia nasalis steht damit in Zusammenhang. Im occipitalen Hirnanteil fällt die starke Entwicklung des Gyrus marginalis auf, welcher den Occipitalpol deutlich vorspringend bildet. Gut entwickelt ist der senkrecht gestellte Temporallappen. Die hintere Begrenzungslinie verläuft steil. Der Temporallappen wölbt sich lateral nur wenig vor. Die Insel liegt beiderseits etwas frei; die Rhinalis ist stark geknickt. Auffällig ist in der Ansicht von unten der außerordentlich kurze Abstand zwischen Pons und Infundibulum. Der hintere Teil des Lobus pyriformis wird vom Kleinhirn verdeckt. Insgesamt ist der Lobus rhinalis kurz, die Bulbi überragen den Frontalpol nur wenig.

Retriever

Gehirn Nr. 210, erwachsen, Körpergewicht 17500 g, Hirngewicht 75,8 g.

Dieses Gehirn ist sehr lang gestreckt und schlank und durch einen ungewöhnlich stark entwickelten Orbitallappen gekennzeichnet. Der Orbitallappen ist nicht nur außerordentlich lang, sondern auch ziemlich breit und massig. Der Gyrus centralis nasalis verläuft schräg nach vorn und außen, der Gyrus sigmoideus tritt in der Aufsicht nur wenig hervor. Er zeigt, wohl als Folge der stärkeren Entwicklung des Temporallappens, ein relativ geringes Höhenwachstum. Im langen schmalen Occipitalteil bildet der kräftige Gyrus marginalis den Occipitalpol. Dieser ist auffallend spitz. Der Gyrus compositus posterior ist stark nach vorn geschoben, die hintere Hirnbegrenzung steht deswegen sehr schräg. Der Lobus rhinalis ist auffallend schlank, besonders in seinem vorderen Abschnitt. Er ist gut modelliert. Die Fissura rhinalis ist stark geknickt und rostral aufgebogen. Die Bulbi überragen den Frontalpol zu etwa $\frac{2}{3}$. Das Kleinhirn wird von den Großhirnhemisphären weit überlagert. Die Kleinhirnhemisphären sind gut entwickelt.

Münsterländer (Abb. 23, 24)

Gehirn Nr. 124, erwachsen, Hirngewicht 86,5 g.

Das Gehirn macht einen etwas gedrungenen Eindruck, weil der Gyrus centralis zusammengestaucht und im nasalen Abschnitt



Abb. 23. Münsterländerhirne von oben
Links: Nr. 62, neonat; rechts: Nr. 124, adult



Abb. 24. Münsterländerhirne seitlich
Oben: Nr. 62, neonat; unten: Nr. 124, adult

aufgewölbt erscheint. Der Orbitallappen ist in seiner basalen Zone nur gering, der dorsale Anteil dagegen stärker entwickelt. Im Zusammenhang damit wird der Gyrus centralis nasalis in die Höhe gedrückt. Der Lobus sigmoideus liegt ziemlich tief, so daß die Centralispartie nach lateral absinkt. Die tiefe Lage des Sigmoideus wirkt sich auch auf den Verlauf der Fissura suprasylvia nasalis aus, deren vorderer Abschnitt waagrecht liegt und

sich caudal in einen senkrecht aufsteigenden Abschnitt fortsetzt. Diese tiefe Lage des Sigmoideus steht vielleicht mit der geringen Ausbildung des basalen Orbitallappens im Zusammenhang. Der occipitale Hirnteil ist verhältnismäßig flach. Der Gyrus marginalis wölbt sich dorsal nur wenig vor. Er bildet den Occipitalpol, wobei das caudale Ende ziemlich stark nach unten absinkt. Der Occipitalpol erscheint infolge des Zurücktretens des Gyrus marginalis abgestutzt. Temporallappen und hintere Hirnbegrenzung verlaufen schräg nach vorn und unten. Die Bulbi überragen den Frontalpol etwa zur Hälfte. Der Pedunculus olfactorius biegt rostral ziemlich stark auf, so daß der Gyrus rectus deutlich sichtbar wird. Der Occipitalpol liegt verhältnismäßig hoch über dem Scheitel des Kleinhirns. Letzteres erscheint im Vergleich mit anderen Rassen nur gering entwickelt.

Rottweiler

Gehirn Nr. 136, erwachsen, Körpergewicht 38 500 g, Hirngewicht 104,7 g.

Das Gehirn ist nach vorn zugespitzt, im caudalen Bereich ausgesprochen hoch und von dort stark und gleichmäßig zum Orbitallappen hin abfallend. Auch der Orbitallappen ist insgesamt spitz, im basalen Teil jedoch recht kurz. Der dorsale Abschnitt macht dagegen einen gestreckten Eindruck. Der Lobus sigmoideus erstreckt sich auffallend weit nach vorn. Während der Gyrus sigmoideus stärker nach unten gerichtet ist, fällt der Gyrus centralis nasalis rostral sanft ab. Die Gyrus centralis caudalis ist ziemlich breit. Durch diese Formeigenarten gewinnt der gesamte vordere Hirnabschnitt eine Modellierung, die von jener anderer Hunderassen abweicht. Der Gyrus marginalis fällt durch gewundenen und breiten Verlauf auf. Er bildet den Occipitalpol und ragt auch recht weit nach oben heraus. Der Gyrus ectolateralis und suprasylvius zeigen lateral einen schrägen Abfall, was zu einem schnellen Absinken der gesamten Dorsalfläche des Gehirns führt. Der Gyrus compositus ist stark nach außen gewulstet. Der Temporallappen hat eine fast senkrechte Stellung, wodurch die Hirnhöhe noch stärker betont wird. Die Insel wird dadurch etwas sichtbar. Der Lobus rhinalis ist stark modelliert und besonders im vorderen Teil recht lang und schlank. Der Bulbus überragt den Frontalpol etwa zur Hälfte. Das Kleinhirn ist recht

stark entwickelt, besonders im Tuber vermis. Die das Kleinhirn überwölbenden Occipitallappen sind rund und kompakt.

Japanese (Abb. 25)

Gehirn Nr. 234, 6 Wochen alt, Körpergewicht 630 g, Hirngewicht 43,7 g.

Die Hirne dieser kurzschnäuzigen Rasse machen in der Aufsicht einen fast quadratischen Eindruck. Das Gehirn des 6 Wo-

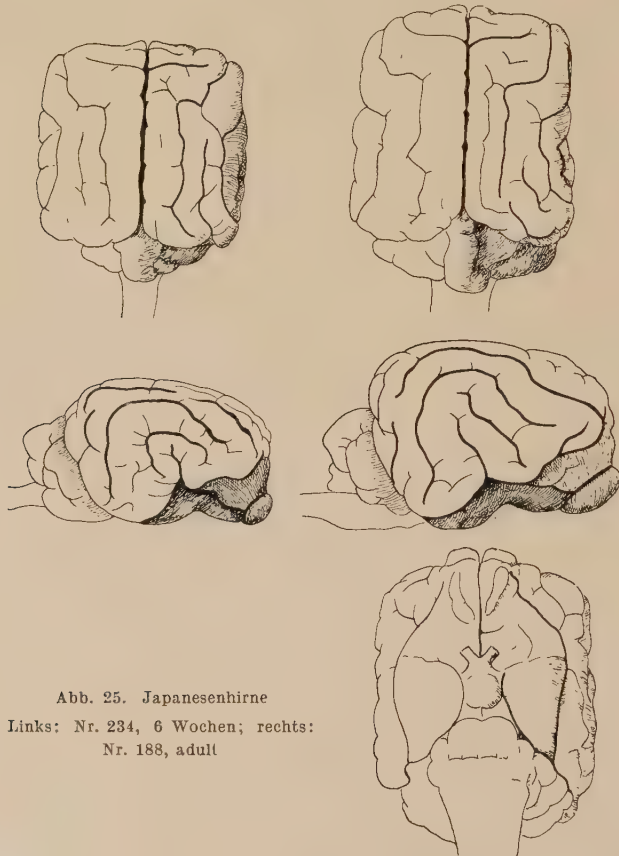


Abb. 25. Japanesenhirne

Links: Nr. 234, 6 Wochen; rechts:
Nr. 188, adult

chen alten Tieres zeichnet sich dadurch aus, daß ein deutlicher Höhepunkt im vorderen Teil des Occipitallappens ausgeprägt ist und der vordere Hirnteil stark abfällt. Der Orbitallappen ist insgesamt gering entwickelt, vor allem tritt der dorsale Anteil sehr wenig hervor. Auffällig ist dagegen der verhältnismäßig große

ventrale Abschnitt. Der basale Orbitallappen scheint gewissermaßen unter das Gehirn geschoben zu sein. Damit im Zusammenhang steht eine ventrale Ausbiegung der Fissura rhinalis anterior. Der Gyrus centralis nasalis bildet infolge des Zurücktretens des Orbitallappens die vordere Hirngrenze. Der Gyrus sigmoideus ist flach, mit einer annähernd waagerechten Achse. Er tritt lateral ziemlich rechtwinklig hervor. Im Occipitalappen ist der Gyrus marginalis nur gering entwickelt. Gyrus ectolateralis und suprasylvius springen weiter nach hinten vor und bilden den Occipitalpol. Der Temporallappen steht fast senkrecht, ist aber bei diesem Gehirn noch verhältnismäßig schmal. Die hintere Begrenzung der Hemisphären zeigt eine charakteristische Überlappung des dorsalen Hirnmantels über die mediocaudalen Gebiete, durch die eine Vertiefung scharf gegeneinander geknickter Wände entsteht. Darin liegt das Kleinhirn, welches noch nicht voll ausgebildet ist und klein erscheint. Der Abstand zwischen Pons und Infundibulum ist außerordentlich gering. Der hintere Teil des Lobus pyriformis ist dadurch weitgehend verdeckt, während der vordere stark vom Temporallappen überwölbt wird. Insgesamt ist der Lobus rhinalis breit und recht klein.

Gehirn Nr. 188, ausgewachsen, Hirngewicht 59 g.

Das Gehirn dieses Tieres wirkt insgesamt massiger, vor allem weil das stärkere Wachstum des basalen Orbitallappens diesen vorn angehoben hat und der Temporallappen stärker in die Breite gewachsen ist. Der Orbitallappen ist auch im dorsalen Abschnitt vergrößert, so daß er dorsal leicht nach vorn überhängt. Vor allem fällt aber seine Breite auf, wie auch beim vorigen Gehirn. Der Lobus sigmoideus tritt winklig hervor und ist in Breite und Länge gegenüber dem jungen Tier kaum vergrößert, während er an Höhe etwas zugenommen hat. Auch der occipitale Hirnabschnitt hat an Länge und Breite nur wenig zugenommen. Das Gebiet um die Fissura lateralis ist im Vergleich zu anderen Rassen noch immer gering entwickelt. Der Occipitalpol liegt ziemlich weit von der Mittelebene entfernt, weil die medial liegende hintere Hirnbegrenzung zurücktritt. Diese Baueigentümlichkeit erinnert an den Wolfsspitz, jedoch springt der Gyrus marginalis hier nicht so weit vor. Der Temporallappen ist höher und breiter geworden und buchtet sich lateral stärker vor. Das Kleinhirn liegt in einer Eintiefung, ist jedoch vom Großhirn nur sehr wenig

überdeckt. Die Kleinhirnhemisphären sind jetzt besser entwickelt. Der Abstand von der Pons zum Infundibulum ist wiederum sehr klein, so daß große Teile des caudalen Lobus pyriformis, wie auch beim vorigen Gehirn, in der Ansicht von unten verborgen bleiben. Der Lobus rhinalis ist breit und gut modelliert, sein Vorderteil (Pedunculus olf.) sehr kurz.

Die Besonderheiten der neonaten Gehirne

Nach dieser Einzelanalyse erscheint es zweckmäßig, die Besonderheiten der Rassen in den Einzelgebieten gegenüberzustellen. In der Seitenansicht fallen der neugeborene Deutsch-Drahthaar und der Typ A des Boxers durch besonders hohe Hirne auf, vor allem im Vergleich mit dem neonaten Barsoi und Wolfsspitz. Die Orbitallappen stimmen weitgehend überein. Der Barsoi hat einen etwas gestreckteren, der Dackel einen kurzen Lobus orbitalis. Der Lobus sigmoideus des Typs A neugeborener Boxer ist ungewöhnlich breit, massig und stark gefurcht, beim Drahthaar dagegen noch wenig gefaltet, beim Barsoi am spitzesten ausgezogen und am stärksten nach oben gerichtet. Der Gyrus centralis ist beim Münsterländer und Schäferhund gegenüber dem Gyrus sigmoideus deutlicher hervorgehoben, bei den anderen Rassen sind die Verhältnisse ausgeglichener. Der Cruciataspalt ist beim Schäferhund und Münsterländer am auffälligsten, beim Airedale und Dackel am geschlossensten; Verschiedenheiten in der Weite des Cruciataspaltes zwischen Zwerg- und Königspudel deuten jedoch darauf hin, daß die absolute Hirngröße mit von Einfluß sein kann. Im Occipitallappen ist der Gyrus marginalis beim Barsoi am stärksten entwickelt und am weitesten nach hinten vorgeschoben. Beim Drahthaar und Boxer Typ A ist dieser Gyrus kurz und hoch. Münsterländer und Schäferhund zeigen eine auffällig starke dorsale Vorwölbung im vorderen Lobus occipitalis, während beim Wolfsspitz an dieser Stelle eher eine Vertiefung zu verzeichnen ist. Airedale und Wolfsspitz haben bei der Geburt breite, aber wenig gefurchte Occipitallappen. Ähnlich verhält sich der neonate Chow-Chow und auch Boxer und Drahthaar hinken in der Furchenbildung etwas nach. Am deutlichsten sind die Furchen im Occipitallappen beim neugeborenen Schäferhund, Dackel und Barsoi, dann folgen der Münsterländer und Königspudel. Der

Temporallappen ist beim neugeborenen Chow-Chow, Wolfsspitz und Barsoi recht schmal, ziemlich breit bei Dackel, Drahthaar und Münsterländer, auffällig breit bei Airedale. Beim Boxer Typ A fällt der schmale, seitlich etwas eingedellte Gyrus temporalis posterior auf. Die hintere Hirnbegrenzung ist bei den sehr hohen Gehirnen von Drahthaar und Münsterländer am steilsten, dann folgen Airedale und Wolfsspitz. Das hohe Hirn neugeborener Boxer Typ A hat trotz seiner Höhe einen schrägen Abfall der hinteren Hirnbegrenzung. Beim Barsoi fällt diese Linie außerordentlich schräg ab. Beim neonaten Chow ist die hintere Hirnbegrenzung stark abgerundet.

Formbesonderheiten der adulten Gehirne

Werden die Hirne adulter Tiere untereinander verglichen, so zeichnen sich durch eine ausgesprochen starke Entwicklung des Orbitallappens Barsoi und Airedale aus. Bei diesen Formen ist der Orbitallappen vor allem sehr lang, dann aber auch breiter und höher als bei anderen Rassen. Durch den hohen und langen Orbitallappen wirkt die obere Profillinie des Gehirns sehr flach, d. h. sie ist frontal nur wenig nach unten abgebogen. Diese Baueigentümlichkeiten finden wir, wenn auch nicht in diesem hohen Maße, auch bei Schäferhund und Münsterländer. Bei annähernd gleicher Hirngröße fallen Königspudel, stärker noch Boxer durch abfallendes Profil auf. Auch die kleineren Hirne von Dackel und Zwergpudel zeichnen sich durch steilere Profillinie aus, das Extrem stellt der Japanese mit fast senkrechtem Verlauf. Diese Formeigenart wird neben einem Rasseneinfluß sicher auch durch die absolute Hirngröße bestimmt. Der Japanese hat nur einen relativ kleinen Orbitallappen, der in der Aufsicht kaum hervortritt, da er unter dem Lobus sigmoideus weitgehend verborgen ist. Dadurch läuft das Gehirn nicht spitz aus, sondern wirkt auch beim Adulten insgesamt rechteckig. Für den Zentrallappen (Lobus sigmoideus) lassen sich nur wenige Unterschiede markieren. Beim Boxer Typ A ist der Lobus sigmoideus insgesamt durch starke Entwicklung zu kennzeichnen, während beim Münsterländer der basale Anteil recht kräftig ist; die Fissura praesylvia zweigt hier von der Fissura rhinalis anterior sehr weit vorn ab. Entgegengesetzte Verhältnisse finden sich beim Barsoi. Hier springt bei mächtiger Entwicklung des Orbitallappens die

Fissura praesylyvia sehr weit nach hinten, der ganze Lobus sigmoideus liegt wie auch beim Neonaten relativ hoch, und die basalen Anteile treten stark zurück. Die übrigen Rassen stellen Zwischenformen dar. Eine stärkere Auswölbung des Lobus sigmoideus nach dorsal (Gyrus centralis nasalis und caudalis) findet sich beim Japanesen und beim Münsterländer (hier auch beim Neonaten). Der Occipitallappen zeigt bei den verschiedenen Rassen stärkere Unterschiede. Beim Barsoi und mehr noch bei Dackel und Schäferhund springt der Occipitalpol weit nach hinten heraus und liegt in der Aufsicht nahe an der Mittelebene des Gehirns. Beim Japanesen liegt er weit (über halbe Hemisphärenbreite) von dieser Ebene entfernt und die median gelegenen Windungen des Occipitallappens erscheinen stark verkürzt. Auch der Wolfsspitz tendiert zu einer solchen Form. Werden die Hirne in der Seitenansicht betrachtet, so zeigt sich beim Wolfsspitz ein starker Abfall der oberen Profillinie nach hinten, beim Barsoi und Schäferhund ist diese Neigung am geringsten. Die gesamte obere Profillinie erscheint bei diesen Formen sehr gestreckt. Beim Temporallappen (Lobus temporalis posterior) ist besonders eine mehr oder weniger starke Schräglage hervorzuheben. Wir finden bei Rassen mit kurzem, abgerundetem Occipitalpol (Japanese, Wolfsspitz) auch eine ausgesprochen steile Lage des Temporallappens und seiner Windungen. In solchen Fällen ist der Temporallappen an der Basis breiter als bei den übrigen Rassen, bei denen eine stärkere Schräglage stets mit einem relativ spitzen Auslaufen dieses Hirnteils nach vorn unten verbunden ist. Besonders auffällig ist diese Erscheinung wiederum beim Barsoi. Die Lage der hinteren Hirnbegrenzung ist entsprechend der Lage des Temporallappens besonders steil bei Japanese und Wolfsspitz, besonders flach bei Barsoi, Schäferhund und Münsterländer. Es ergeben sich hierbei teilweise Differenzen zu den Verhältnissen bei Neonaten. Viele Eigentümlichkeiten adulter Rassehirne lassen sich aber bereits bei Neonaten erkennen, wie der Einzelbeschreibung zu entnehmen ist. Die Grenzen des Lobus parietalis sind bis auf die untere Begrenzung, die durch die Fissura suprasylvia gebildet wird, makroskopisch nicht mit Sicherheit festzulegen. Es lassen sich für diesen Lobus keine charakteristischen Unterschiede zwischen den einzelnen Rassen erkennen. Gleiches gilt für den Lobus temporalis anterior, so daß die nur sehr kurze Abhandlung

dieser Hirnteile gerechtfertigt erscheint. Der Lobus rhinalis gliedert sich in Lobus pyriformis und Pedunculus olfactorius; Grenze ist die Vallecula (Fossa) Sylvii. Die Unterschiede sind zwischen den beiden in unserem Material vorhandenen extremen Formen Barsoi und Japanese am größten. Beim Barsoi liegt in der Ansicht von unten der ganze Lobus pyriformis frei, während beim Japanese durch die starke Verkürzung der caudale Teil des Lobus pyriformis durch basale Kleinhirnteile verdeckt wird. In der Gestalt stimmen die Lobi pyriformes weitgehend überein, während die Pedunculi olfactorii beim Barsoi schmal und spitz, beim Japanese dagegen sehr kurz und stumpf auslaufen.

Allgemeine postnatale Morphogenese

Die allgemein gültigen postnatalen Formveränderungen aller Rassen lassen sich folgendermaßen charakterisieren: Bei jugendlichen Tieren ist (in der Aufsicht) der Orbitallappen unter dem Lobus sigmoideus verborgen. Die vordere Profillinie fällt steil ab. Im Laufe der Ontogenese vergrößert sich vor allem der basale Teil des Orbitallappens und die vordere Hirnbegrenzung fällt dann mehr oder weniger schräg nach vorn ab. Diese Veränderung ist generell bei allen Rassen feststellbar, jedoch treten graduelle Unterschiede auf. Diese sind einmal von der absoluten Größe der Hirne abhängig; größere Hirne haben gestrecktere Orbitallappen. Außer dem Größeneinfluß haben auch Wuchsformbesonderheiten Bedeutung. Besonders bei den langschädelligen Rassen (Barsoi) streckt sich auch der dorsale Orbitallappen, so daß sich bei diesen Formen der Orbitallappen besonders weit nach vorn ausdehnt. Verbunden mit dieser Streckung und Aufbiegung des Orbitallappens ist eine Reihe weiterer Erscheinungen. Die Aufbiegung des Orbitallappens hat eine Aufwölbung des hinter ihm liegenden Gyrus centralis nasalis zur Folge. An der Basis des Orbitallappens verändert die Fissura rhinalis ihren Verlauf. Ursprünglich gerade, bzw. schwach nach ventral abgebogen, biegt sich allmählich ihr vorderes Ende nach dorsal auf. Gleichzeitig erfährt der ganze Lobus rhinalis einen Schub nach vorn, so daß jetzt der früher direkt unter dem Orbitallappen gelegene Bulbus olfactorius vor den Orbitallappen zu liegen kommt. Der Pedunculus wandert dabei in seinem vorderen Teil seitlich am Frontalpol in die Höhe und ventro-medial wird zwischen den beiden

Peduculi basaler frontaler Neocortex (Spatz) sichtbar, den wir in Anlehnung an die Nomenclatur bei Primaten als Gyrus rectus bezeichnen wollen. Die Ursachen für die starke Verschiebung des Lobus rhinalis nach vorn scheinen nicht nur in der Streckung des basalen Vorderhirns zu liegen, sondern auch durch das Einsetzen einer starken Entwicklung des Lobus temporalis posterior bedingt zu sein. Dessen basale Teile dehnen sich stark nach medial und rostral aus. Der bei jungen Tieren in der Seitenansicht weit nach hinten verfolgbare Lobus pyriformis wird so bei Adulten weitgehend durch den Neocortex des Lobus temporalis verdeckt. In der Ansicht von unten fällt auf, daß bei Hirnen junger Tiere der Lobus pyriformis fast die ganze Hemisphärenbreite ausfüllt, während bei Erwachsenen große Teile des basalen temporalen Neocortex (Spatz) sichtbar werden. Der Abstand der hinteren Grenze des Lobus pyriformis vom Occipitalpol wird nicht nur absolut, sondern auch relativ größer. Im Zusammenhang mit dem Vorschub der basalen Temporalhirnteile legt sich die ursprünglich steil gestellte Fissura Sylvii mehr schräg und mit ihr alle übrigen Furchen des Temporallappens und die hintere Hirnbegrenzung. Letztere ist bei jungen Tieren abgerundet, steht jedoch in ihrer Hauptrichtung mehr oder weniger senkrecht. Ihr Richtungswechsel wird aber nicht nur durch den basalen Vorschub des Lobus temporalis ausgelöst, sondern gleichzeitig durch ein stark caudalwärts gerichtetes Wachstum des Gyrus marginalis, der jetzt die Bildung des Occipitalpols übernimmt. Der Occipitalpol wird bei jugendlichen Stadien durch weiter lateral liegende Gyri (Gyrus ectolateralis und suprasylvius) gebildet und wandert nun auf die mediane Sagittalebene zu. Die Breite des Lobus sigmoideus erreicht schon in recht frühen Stadien annähernd ihren Endwert, während die größte Hirnbreite, die weiter caudal durch den Lobus temporalis gebildet wird, sich weiter vergrößert. Dadurch und im Zusammenhang mit der Streckung des Frontallappens wird aus der mehr rechteckigen Form der Gehirne jugendlicher Tiere eine mehr dreieckige, in der der Frontalpol die Spitze des Dreiecks bildet.

Es sei der Versuch gemacht, diese allgemeinen Wandlungen der Hirngestalt im Laufe der Ontogenese zu deuten. Dabei wird von dem Wissen ausgegangen, daß der Hirnschädel in der Entwicklung dem Gesichtsschädel vorseilt. Der vordere Schädelabschnitt streckt sich im wesentlichen erst nach der Geburt im Zusammenhang mit der Ausbildung des Kauapparates. Die rela-

tiv starke postnatale Streckung des Orbitallappens läßt sich in solcher Verknüpfung deuten. Die dorso-medialen Teile des Hirns werden als räumlich ziemlich fixiert erachtet, zumal sich der Gyrus sigmoideus durch recht frühzeitige Entwicklung des endgültigen Furchenbildes auszeichnet. Die dorso-caudalen Hirnabschnitte, bei denen sich auch das Furchenbild erst später ausprägt, müssen ein stärkeres Wachstum nach hinten entfalten, was sich in einer Überlagerung des Kleinhirns durch das Großhirn kundtut. Das sich erst später stark entwickelnde Kleinhirn (Donaldson und Hatai 1931) könnte eine Schubwirkung auf die basalen Hirnteile bewirken. Die sich ausprägende Abschrägung des Temporallappens ließe sich durch diese beiden Einwirkungen verständlich machen.

Auch die Besonderheiten des Japanesenhirns lassen sich zu seinen Schädeleigenarten in Beziehung setzen. Die starke Stauung des Gesichtsschädels beeinträchtigt die Streckung des Orbitallappens. Dadurch bildet der Gyrus centralis nasalis die vordere Hirngrenze. Ähnliche Gestaltung zeigen die Neonaten anderer Rassen. Bei diesen ist jedoch die Gesamtgestalt wesentlich von jener der erwachsenen Japanesen verschieden. Leider stehen uns keine Neugeborenen dieser Rasse zur Verfügung, welche eine Beurteilung des ontogenetischen Formenwandels dieser Rasse gestatten. Wir halten es auch im Hinblick auf die Erwägungen von Klatt (1913) nicht für gerechtfertigt, die Eigenarten des Japanesenhirns als Retention jugendlicher Merkmale zu kennzeichnen.

Erörterung der Befunde

Die Kenntnisse über die cytoarchitektonischen Verhältnisse im Hundehirn hat jüngst Rheingans (1954) zusammengefaßt. Danach entsprechen die in unserer Beschreibung zugrunde gelegten Lobi in groben Zügen cytoarchitektonischen Hauptregionen und zwar:

Lobus orbitalis	=	Regio frontalis
Lobus sigmoideus	=	Regio praecentralis
Lobus parietalis	=	Regio parietalis
Lobus occipitalis	=	Regio occipitalis
Lobus temporalis	=	Regio temporalis
ant. u. post.		

Nach unseren morphologischen Erhebungen entwickelt sich während der postnatalen Ontogenese der Lobus orbitalis relativ stärker als andere Gebiete. Die Zunahme erscheint bei den Rassen unterschiedlich, beim Barsoi ist sie besonders stark. Dies steht im Einklang mit Erhebungen von Rheingans. Es erhebt sich die Frage, ob unsere morphologischen Befunde Rückschlüsse auf funktionelle Zusammenhänge gestatten. Daher sei die Frage nach der Bedeutung des Stirnhirns gestellt.

Die Funktionen des Stirnhirns sollen beim Menschen die des Antriebes und der höheren seelischen Äußerungen sein. Bei Erkrankungen des Stirnhirns treten Persönlichkeitsveränderungen, psychische Defekte und Antriebsmangel auf. Es ist naheliegend, auch beim Hund diesem Hirnteil psychische Funktionen zuzusprechen. Unsere Erhebungen würden darauf hindeuten, daß sich diese Funktionen erst relativ spät zur Vollwertigkeit entwickeln. Diese Aussage steht mit den Erfahrungen über die späte Reifung der Markfasern in diesem Gebiet im Einklang. Somit gewinnt der auf morphologischer Analyse gegründete Schluß an Wahrscheinlichkeit. Der Lobus sigmoideus, der in groben Zügen den cytoarchitektonischen Prae- und Postcentralregionen entspricht, erscheint schon bei den Neonaten gut ausgebildet und hält mit dem Entwicklungstempo des übrigen Gehirns nicht Schritt. Die vorderen Teile dieses Gebietes werden von den cytoarchitektonischen Feldern 4 und 6 (nach Brodmann) eingenommen, und von Sarkisow (1929) durchgeführte Oberflächenmessungen besagen, daß die Oberflächen dieser Felder relativ abnehmen. So vermindert sich der relative Anteil des Feldes 4 an der Gesamtoberfläche des Isocortex von 7,1% bei Neonaten auf 3,6% bei ausgewachsenen Tieren, während die entsprechenden Werte für das Feld 6 bei 4,1% und 2,1% liegen. Aus den Zahlen von Sarkisow kann man weiterhin errechnen, daß sich beide Felder absolut etwa um das 7,4fache vermehren, während der gesamte Isocortex um das 14,2fache zunimmt. Bei der Geburt haben beide Felder etwa 13—14% ihrer Endgröße (Isocortex erst 7%) und steigen dann im ersten Monat bis auf 67—68% an (Isocortex auf 59%). Rheingans fand für Boxer und Barsoi zwar etwas andere Zahlenwerte, die aber auch eine negativ allometrische Entwicklung ergeben. Daß alle Felder des Lobus sigmoideus eine negativ allometrische Entwicklung zeigen, ist den Daten von Rhein-

gans zu entnehmen, der auch die Regio postcentralis ausgemessen hat. Dies unterstreicht den Wert abwägender morphologischer Betrachtungen. Im praecentralen Gebiet stellt die Area 4 das Auslösefeld für die Willkürmotorik dar. Reizung verursacht besonders Bewegungsformen, die bei stärkerer Reizung auch von Area 6 ausgelöst werden. Im postcentralen Gebiet liegen Zentren für die allgemeine Sensibilität, die enge Bindungen zu den praecentralen Feldern haben. Die Gebiete des Lobus sigmoideus müssen bereits für das junge Tier eine große Bedeutung haben, was sich auch in frühzeitiger Markreifung kundtut, wenn wir die Befunde am menschlichen Gehirn mit heranziehen. Im Lobus parietalis haben wir keine bemerkenswerten Veränderungen feststellen können und so wollen wir uns gleich dem Lobus occipitalis zuwenden. Dieser Lobus, der in groben Zügen der Hauptregion gleichen Namens entspricht, scheint sich nach unseren Befunden recht spät zu entwickeln. Große Teile dieses Lobus werden von der Area 17 (n. Brodmann) eingenommen, einem Feld, welches beim Hund ebenfalls von Sarkissow ausgemessen wurde. Nach Sarkissow nimmt dieses Feld relativ zu und zwar von 10% des gesamten Isocortex bei Neonaten auf 15,2% bei Adulten. Das Feld holt schon in den ersten Wochen etwas auf und hat dann am Ende des ersten Monats schon 58% seiner Endgröße erreicht (59% beim gesamten Isocortex). Dieses Feld hinkt also in der Entwicklung nach. Nach den Ermittlungen von Rheingans zeigt die relative Größe der Regio occipitalis Schwankungen, so daß es fraglich bleibt, ob sie isometrisch oder gering positiv allometrisch wächst. Unsere morphologische Betrachtungen stehen im stärkeren Einklang mit Sarkissow. Die Regio occipitalis steht in enger Beziehung zum Gesichtssinn. Unsere Betrachtungen und Sarkissows Erhebungen würden darauf hindeuten, daß die corticalen Zentren dieses Sinnes bei Neonaten noch gering entwickelt sind, aber im ersten Monat aufholen. Der Lobus temporalis verhält sich nach unseren Betrachtungen ähnlich wie der Lobus occipitalis. Von Sarkissow liegen keine Messungen vor; Rheingans fand ein stark positiv allometrisches Wachstum. Funktionell spielt zumindest ein Teil dieses Gebietes wohl die gleiche Rolle für das Gehör wie der Occipitallappen für den Gesichtssinn. Wahrscheinlich werden in der Temporalregion auch Gleichgewichtsempfindungen verarbeitet, insgesamt sind die Funktionen dieses Gebietes wohl recht

komplex. Die funktionelle Vollwertigkeit dieses Gebietes scheint sich erst relativ spät einzustellen. Für den *Lobus rhinalis* ermittelten wir beim Neonaten eine relativ bemerkenswerte Größe, bei mehrwöchigen Tieren wirkte er oft zierlich, beim Adulten erschien er wieder relativ größer. Das steht in vollem Einklang mit den cytoarchitektonischen Erhebungen von Rheingans. Überwiegende Teile dieses Gebietes sind mit dem Riechsinn verbunden. Dieser und ihm verwandte Sinne (Oralsinn nach Edinger) weisen danach schon sehr frühzeitig eine recht gute Ausbildung auf, was vielleicht zum Saugakt in Beziehung gesetzt werden kann. Die Ausbildung des Kleinhirns ist nach Gewichtsuntersuchungen an Ratten (Donaldson und Hatai) bei Neonaten recht gering und das Kleinhirn zeigt dann von allen gröberen Hirnteilen die relativ stärkste postnatale Entwicklung. Auch unsere Befunde deuten in diese Richtung. Dabei wachsen aber nicht alle Kleinhirnteile gleichmäßig, sondern der Wurm ist wesentlich früher entwickelt als die Kleinhirnhemisphären. Aber auch innerhalb des Wurms entwickeln sich die der grob morphologischen Betrachtungen zugänglichen Teile nacheinander; eine Verschiebung der Entwicklungsimpulse erfolgt von caudoventral nach rostr dorsal. Bei Neonaten imponiert die Uvula als ein stark nach hinten vorspringender basaler Zipfel, von dem man den Eindruck hat, daß er sich auch absolut nur noch wenig vergrößert. Die darüber gelegene Pyramis kommt etwas später zur stärkeren Entfaltung. Das Tuber vermis entwickelt sich erst recht spät, etwa mit den Kleinhirnhemisphären zusammen. Es überragt letztlich die anderen Teile des Wurms. Die Kleinhirnhemisphären entwickeln sich ebenfalls sehr spät. Das Kleinhirn hat Funktionen, die in den Gleichgewichtssinn und in die Bewegungskoordination eingreifen, wobei letztere mehr in den Kleinhirnhemisphären lokalisiert ist. Die Koordination von Bewegungen kommt also erst relativ spät zu einer vollkommeneren Ausbildung, was auch durch eigene Verhaltensstudien an jugendlichen Tieren eine Bestätigung findet. Es mag vielleicht gewagt erscheinen, aus morphologischen Betrachtungen funktionelle Rückschlüsse zu ziehen. Jedoch die cytoarchitektonischen Studien von Stephan (1951) führten zu einer Bestätigung der von Klatt (1921) auf morphologischen Analysen aufgestellten Annahmen. Auch unsere Befunde stehen mit den cytoarchitektonischen Untersuchungen von Sarkissow und Rheingans

sowie den über Markreifungsvorgänge im Großhirn bekannten Tatsachen im Einklang. Wir meinen daher, daß unsere morphologische Analyse geeignet ist, fördernde Hinweise in funktioneller Hinsicht zu geben. Deutungen über die Rasseeigenarten in der Hirnmorphologie erscheinen jedoch verfrüht, so lange nicht exakte cytoarchitektonische Studien vorliegen. Um diese mühen wir uns. Vielleicht ist auch der Hinweis auf die Tatsache nützlich, daß eine Rasse, wie der Barsoi, die sich morphologisch durch die Betonung des Lobus orbitalis auszeichnet, auch bei der Oberflächenausmessung der Regio frontalis durch relativ hohe Werte im Vergleich zum Boxer auffiel (Rheingans, 1954).

Zusammenfassung

1. An Hand von 132 Hirnen verschiedener Altersstufen von Rassehunden wird die postnatale Morphogenese herausgestellt.
2. Gewichtserhebungen weisen darauf hin, daß sich in der Zeit um die Geburt im Hirn erhebliche Wandlungen vollziehen. Wohl im Zusammenhang damit ist die Hirn-Körpergewichtsrelation neugeborener Hunde so variabel, daß sich keine rassetypischen Werte herausstellen lassen. Für erwachsene Tiere sind solche Beziehungen zu ermitteln.
3. Die Entwicklung der Hirnproportionen wird unter Zugrundelegung der Kubikwurzel aus dem Hirngewicht geprüft. Dabei ergeben sich rassische Unterschiede schon bei Neugeborenen sowie unterschiedliche Zuwachsraten der Einzelmaße im Laufe der postnatalen Entwicklung.
4. Bei der Beschreibung von Entwicklungsreihen von Airedale, Barsoi, Dackel Wolfsspitz, Chow-Chow, Schäferhund, Boxer, Königs- und Zwergpudel wird der Wandel in der Ausprägung der Lobi in den Vordergrund gestellt. Außerdem werden die Hirne erwachsener Möpse, Retriever, Münsterländer, Rottweiler und Japanese vergleichsweise dargestellt und die Besonderheiten der Rassen herausgeschält.
5. Auf Grund der Einzelbeobachtungen wird eine allgemeine postnatale Morphogenese des Hundehirns entwickelt (deren hervorstechendsten Merkmale die starke Streckung des Gehirns und besonders des Frontallappens und die Verschiebung

der Bulbi olfactorii nach rostral sind) und in ihrer Beziehung sowohl zum Schädelwachstum als auch zum Wachstum der Hirnteile untereinander erwogen.

6. Ein Vergleich der morphologischen Erhebungen mit exakten Oberflächenausmessungen cytoarchitektonischer Einheiten sowie den Angaben über Markreifungstermine ergibt, daß sorgfältige morphologische Analysen bereits Schlüsse in funktionseller Hinsicht zulassen.

Schrifttum

Donaldson, H. H. und Hatai, Sh.: On the weight of the parts of the brain, on the percentage of water in them according to brain weight and to age in albino and wild Norway rats. *J. comp. Neur. (Amer.)* **53** (1931) 263—307. — Klatt, B.: Der Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild. *Arch. Entw. mechan.* **36** (1919). — Ders.: Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn. *Bibliotheca genetica* **2** (1921). — Ders.: Messend-anatomische Untersuchungen an gegensätzlichen Wuchsformtypen. *Arch. Entw. mechan.* (1948). — Oboussier H.: Über die Größenbeziehungen der Canidenhypophyse. *Verh. dtsch. Zool. Kiel*, 1948, Leipzig 1949, S. 103—109. — Dies.: Über Unterschiede des Hirnfurchenbildes bei Hunden. *Verh. dtsch. Zool. Mainz* 1949, Leipzig 1950, S. 109—114. — Piltz, H.: Die postembryonale Entwicklung des Schädels zweier extremer Rassetypen des Hundes. *Z. Morph. u. Anthropol.* (1951). — Reingans, U.: Das postnatale Oberflächenwachstum der cytoarchitektonischen Gebiete der Großhirnrinde des Hundes (Boxer und Barsoi). *Diss. Kiel* 1954. — Roth, U.: Geburts- und Aufzuchtgewichte von Rassehunden. *Z. Hundeforsch.* Bd. XX (1953). — Sarkissow, S.: Über die postnatale Entwicklung einzelner cytoarchitektonischer Felder beim Hund. *Z. Psychol. u. Neurol.* **39** (1929). — Spatz, H.: Über Gegensätzlichkeit und Verknüpfung bei der Entwicklung von Zwischenhirn und „Basaler Rinde“. *Allg. Z. Psychiatr.* **125** (1949) 166—177. — Stephan, H.: Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau des Hirnes von Wild- und Haustieren. *Zool. Jb. Abt. Anat.* **71** (1951) 487—586. — Ders.: Die Anwendung der Snellschen Formel $h = k^s \cdot p$ auf die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen verschiedener Hunderassen. *Zool. Anz.* **153** (1954) 15—27.

*Aus dem Anatomischen Institut der Westf. Wilhelms-Universität
(Direktor: Prof. Dr. med. et phil. Hellmut Becher)*

Hypothalamus und Hypophyse des Pferdes

Ein Beitrag zur Verknüpfungsfrage

Von

Herbert Brettschneider

Mit 75 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 2. August 1954)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung und Problemstellung	265
Material und Methodik	270
Makroskopische Befunde	270
Mikroskopischer Befund	276
Das neurosekretorische System	276
a) Kerngebiete im Hypothalamus	276
b) Die Neurosekretion	286
c) Die neurosekretorische Bahn	311
d) Markhaltige Faserverbindungen	316
e) Der Hinterlappen der Hypophyse	320
f) Das Verhalten der Faserglia	328
Das gomorinegative System	331
a) Topik und Cytoarchitektonik der Kerne des Tuber cinereum	331
b) Zur Frage der Kontaktfläche	351
c) Die Angioarchitektonik des Infundibulum	352
d) Der nervöse Teil der Kontaktfläche	368
Ergebnisse	376
Schrifttum	379

Einleitung und Problemstellung

Ein Teil des Zwischenhirnbodens verbindet sich während der Entwicklung mit einer Ausstülpung der Mundbucht zu einem Organ, der Hypophyse. Die Verbindung zum Zwischenhirn bleibt zeitlebens bestehen, die Verbindung zum Darm bildet sich jedoch zurück. Das Organ entsteht somit aus zwei, genetisch wie strukturell unterschiedlichen Anteilen. Während der Darmteil zu einer

echten epithelialen Drüse wird, erhält der nervöse Abschnitt durch Kontakt mit einem heterogenen Gewebe eine vom Zentralnervensystem abweichende Struktur. Die Hypophysen-Hypothalamus-Forschung beschäftigt sich seit Jahren in zunehmendem Maße mit zwei sich aus dieser Entwicklung ergebenden Merkmalen, nämlich mit der Verbindung des Organs zum Zwischenhirn und mit der sich durch die Aneinanderlagerung der heterogenen Teile ergebenden Kontaktfläche. In der Erkenntnis, daß die Morphologie der Verknüpfung der Teile wichtiger sei, als eine isolierte Betrachtung, konnten bereits zahlreiche Brücken zu dem großen Komplex physiologischer und klinischer Forschungsergebnisse und Erfahrungstatsachen geschlagen werden. Trotz intensiver Forschung ist es jedoch bislang nicht gelungen, zu einer einheitlichen Auffassung in allen sich ergebenden Fragen zu kommen. Die Ursachen dieser Differenzen liegen nicht nur im diffizilen Objekt und in den Unzulänglichkeiten der Methodik, sondern ebenso sehr darin begründet, daß eine strenge Artspezifität dieses Gebietes die Möglichkeiten phylogenetischer und vergleichend anatomischer Betrachtungen stark einschränkt. Nur eine schrittweise sich vorwärts tastende Forschung kann hier zum Ziele führen. Trotz zahlreicher Arbeiten, die sich in letzter Zeit mit dem Fragenkomplex der Verknüpfung beschäftigen, ist nur erst ein Anfang gemacht. Wertvolle Vorarbeit wurde von älteren Untersuchern hinsichtlich der Morphologie der Teile dieses komplexen Organes bereits geleistet. Zur Frage ihrer Verknüpfung sollen meine Beobachtungen einen Beitrag leisten. Die meisten Untersuchungen dieser Art wurden an kleineren Säugetieren, wie sie im allgemeinen zu Versuchszwecken zur Verfügung stehen, vorgenommen. Es erschien daher angebracht, aus der Reihe größerer Säugetiere ein Beispiel auszuwählen. Dabei konnten die wertvollen Ergebnisse anderer Untersucher verwertet und mit eigenen Erkenntnissen verglichen werden.

Nach Spatz kommen für die Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse vier Möglichkeiten in Betracht und sind offenbar alle realisiert:

1. Humoral-zentrifugaler Weg (Neurosekretion)
2. Humoral-zentripetaler Weg (Neurocrinie bzw. Hydrencephalocrinie)
3. Nervös-zentrifugaler Weg (Innervation)
4. Nervös-zentripetaler Weg (Chemorezeption)

Mit der Neurosekretion, der ersten der genannten Verknüpfungsmöglichkeiten, haben sich nach grundlegenden Befunden Scharrers an den diencephalen Kernen N. supraopticus und N. paraventricularis, sowie von Gaupp jr., in letzter Zeit vor allem Bargmann und Mitarbeiter (Orthmann, Hild, Schiebler) beschäftigt. Mit Hilfe der Chromhämatoxylin-Phloxin-Methode von Gomori gelang ihnen innerhalb der genannten Kernareale sowie an den zur Neurophyophyse durchlaufendem Tractus supraoptico-hypophyseos (Greving und Pines) die färbereiche Darstellung einer Substanz, deren Auftreten, wie experimentelle Untersuchungen (Ortmann, Hild, Hild und Zetler, Schiebler) zeigten, im Zusammenhang mit der Bereitung der Hinterlappenhormone (Antidiuritin, Oxytoxin und Vasopressin) steht. Die genannten Autoren glauben sogar an eine Identität von „Gomori-substanz“ und Hinterlappenhormonen. Sie nehmen an, daß die in den Ganglienzellen der großzelligen Zwischenhirnkerne N. supraopticus und N. paraventricularis entstehenden Hormone entlang der marklosen Achsenzyylinder des Grevingschen Bündels bis in die Hypophyse gelangen und stellen somit eine heute immer noch umstrittene Transporthypothese auf, zu der auch in dieser Arbeit Stellung genommen werden soll. Diese bahnbrechenden Befunde Scharrers und der Bargmannschen Schule haben der Erforschung der Verknüpfungsfrage neue Impulse gegeben und werden, wenn auch in einigen Einzelheiten noch umstritten, heute allgemein anerkannt. Es erscheint jedoch verfrüht, da muß ich Hild recht geben, aus diesen Befunden Rückschlüsse auf pathologische Veränderungen des neurosektetorisch-hypothalamischen Systems zu ziehen, wie es Wehrle, Smereker und Coronini tun, solange das Normalbild noch nicht in allen Einzelheiten bekannt ist.

Collin glaubt in der Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse eine humoral-zentripetale Bahn verwirklicht zu sehen. In der Neurophyophyse erzeugte Stoffe sollen nach seiner Ansicht entweder über die Trichterwand in den Liquor des Recessus infundibuli (Hydrencephalocrinie) oder über gliöse Spalträume entlang der marklosen Nervenfasern zu den vegetativen Zentren des Tuber cinereum gelangen (Neurocrinie). Ebenso hält er einen Stofftransport entlang der Gefäße über die Virchow-Robinschen Räume für möglich (Hämoneurocrinie). Auf das Vorhandensein einer Abgabe von Neurosekret über die Trichterwand an den Liquor des Recessus infundibuli hat auch Bargmann hingewiesen. Trendelenburg und Cushing konnten Hinterlappenhormone im Liquor des Recessus nachweisen und über ihre besondere Wirksamkeit von dorthier berichten. Die Befunde am Pferd sprechen, wie noch darzulegen ist, ebenfalls für die Existenz einer Hydrencephalocrinie. Für einen Transport adenohipophysärer Stoffe über die Trichterwandung, wie sie Edinger nach seinen Tuscheversuchen annahm, konnten in der Literatur und auch nach eigenen Befunden keine Anhaltspunkte gefunden werden.

Für den nervös-zentrifugalen Weg haben sich vor allem Green und Harris eingesetzt. Harris spricht von einer „neuro-vascular chain“ und will damit ausdrücken, daß zentrale Nervenfasern an den Gefäßen

der Trichterwandung einen Stoff aktivieren, der über die Gefäße zur Adenohypophyse geleitet wird und stimulierend auf die Hormonproduktion (Gonadotropine) einwirken soll. Wie später noch ausführlich darzulegen ist, halten Spatz und Mitarbeiter die an die Infundibulargefäße herantretenden Nerven für feine Geflechte, die chemorezeptorische Aufgaben zu erfüllen haben und damit eine zentripetal gerichtete nervöse Bahn darstellen. Sie vertreten damit eine der Ansicht von Green und Harris entgegengesetzte Meinung.

Nach der Ansicht von Spatz und Mitarbeiter spielt der vierte Weg eine bedeutende Rolle. Die Autoren unterscheiden ein gomorinegatives System von einem mittels Chromhämatoxylin-Phloxin darstellbaren positiven, neurosekretorischen System. Trotzdem bleibt die Frage offen, ob nicht das eine, wie das andere System Fasern nervös-zentrifugaler Art enthält. Eigene Befunde scheinen, wie noch zu schildern ist, auch für eine zentrale Innervation zu sprechen. Leider ist die Morphologie nicht in der Lage, aus dem mikroskopischen Bild nervöser Fasern auf ihre Leitungsrichtung zu schließen. Ob die nervösen Nodusfasern von Knoche hier einen Weg weisen, bleibt abzuwarten. Die große Zahl der Nervenfasern jedoch, die den Hypophysenstiel passieren, Rasmussen spricht von 100 000, deutet an, daß die Neurohypophyse, trotz ihrer Kontaktmetamorphose (Pfeifer) ein nervöses Organ geblieben ist. Diese Zahl steht in keinem Verhältnis zu den in der Neurohypophyse zu beobachtenden Zellen, die Bucy Pituicyten genannt hat. Trotz der subtilen Untersuchungen von Romeis, er spricht von Mikro-, Faser- und Retikulo-, aber auch von Adenopituicyten¹, wird diesen Zellen eine sekretorische Leistung heute im allgemeinen nicht mehr zuerkannt. Sie stellen nach Spatz ein ektodermales Begleitgewebe des nervösen Parenchyms dar, eine Bezeichnung, die ihren Aufgaben noch am ehesten gerecht wird. Ortmann, Hild und Kratzsch halten jedoch nach Belastungsversuchen des hypothalamisch-neurosekretorischen Systems eine Beteiligung der Pituicyten am Ausschüttungsvorgang des Neurosekrets für diskutabel.

Unterbrechungen der Verbindung von Hypophyse und Zwischenhirn durch Stieldurchtrennung am Versuchstier oder durch Tumorenwachstum haben zu Ergebnissen geführt, die zu wichtigen Stützen der an Hand von mikromorphologischen Untersuchungen gewonnenen Thesen geworden sind. Fisher, Ingram, Hare und Ranson haben mittels der Horsley-Clark-Apparatur Verletzungen am Hypophysenstiel von Katzen gesetzt und fanden vor allem Störungen im Wasserhaushalt (Polyurie in Verbindung mit einer Polydypsie). Mikroskopisch konnten bei solchen Tieren eine weitgehende Degeneration der Fasermassen des Tr. supraoptico-hypophyseus und des Hinterlappens sowie eine beträchtliche Atrophie des N. supraopticus festgestellt werden. Die Ver-

¹ Romeis glaubt, daß die Adenopituixyten unter Schwund der Kerne in Sekretmasse übergehen (holokrine Sekretion). Nach Gersh produzieren diese „glandular cells“ Adiuritin. Näheres siehe in der Monographie von Romeis.

suche der Ransonschen Schule konnten die Existenz eines antidiuretischen Systems, bestehend aus dem diencephalen Kern, seiner Faser-Verbindung via Infundibulum und der Neurohypophyse weitgehend wahrscheinlich machen. Ebenso sprechen die Versuche von Hild am Frosch für eine Sekretion von Adiurin, wenn auch die Ansammlungen gomoripositiver Substanz am proximalen Stumpf des durchschnittenen Trichters, die er im Sinne der Transporthypothese des Neurosekretes von den diencephalen Kernen zur Neurohypophyse deutet, eher ein Reizphänomen der durchtrennten Nervenfasern darstellen. Gaupp jr. findet bei Entzündungen des hypothalamischen Gebietes mit produktiver Komponente (Granulom) eine Atrophie der Supraopticuszellen und eine Volumenabnahme des Hinterlappens mit nahezu völligem Schwund der Nervenfasern, dagegen eine Vermehrung der Adenopituicyten. Das klinische Symptom ist hier ein ausgesprochener Diabetes insipidus. Auch aus Tierversuchen (Horsley-Clark-Apparatur) folgert der Autor: „Die Produktion des antidiuretischen Hormons erfolgt in den Nervenendgeflechten der vom Nucleus supraopticus und Nucleus paraventricularis ausgehenden Nervenfasern.“ Gagel bespricht in seiner Monographie (1949) die Ergebnisse von Gaupp und der Ransonschen Schule, bezweifelt jedoch die Beweiskraft der Experimente.

Während nach Stieldurchschneidungen weitgehende Veränderungen am neurosekretorischen, gomoripositiven System beobachtet werden konnten, wurden von den Untersuchern solche am gomorinegativen System vermißt. Das Fehlen retrograder Zellveränderungen führt Christ darauf zurück, daß die Durchschneidung in den meisten Fällen distal von den Endigungen der Nervenfasern des gomorinegativen Systems vorgenommen worden ist, da diese bereits innerhalb der „extrasellären Hypophyse“ in der Umgebung der Spezialgefäße enden. Der Autor glaubt, daß durch höher gelegene Läsionen eine Schädigung der betreffenden Zellgebiete erreicht würde, „so daß die Ergebnisse nicht verwertbar wären“.

Auf Grund pathologisch-anatomischer Befunde (Fall von Driggs und Spatz, sowie experimenteller Untersuchungen (Bustamante, Spatz, Weisschedel) vertritt Spatz die Ansicht, daß im Bereich des hypophysennahen, kleinzelligen Gebietes des Tuber cinereum ein hypothalamisches Sexualzentrum zu suchen sei. Im Tierversuch konnten die genannten Autoren durch Zerstörung dieses Gebietes beim Kaninchen Keimdrüsenatrophie erzielen. Umgekehrt wurde (Fall von Driggs und Spatz) bei einer hyperblastischen Mißbildung (Vergrößerung des Parenchyms) eine Pubertas praecox beobachtet. Auf Grund seiner Befunde und Beobachtungen nimmt Spatz an, daß das Sexualzentrum durch zentripetal leitende Faser (Chemorezeptoren an den Spezialgefäßen) Impulse erhält, die es über das Rückenmark („Tractus pre-pendymales“ von Laruelle und Krücke an die Gonaden weitergibt (efferente Leitung)¹.

¹ Weitere Literatur über diesen Fragenkomplex siehe Arbeiten der Spatzschen Schule (Schriftenverzeichnis bei Spatz: Acta neurovegetativa III, 1951, S. 48).

Für kerntopische und cytoarchitektonische Fragen wurden Arbeiten aus dem deutschen und ausländischen Schrifttum herangezogen, die sich vornehmlich mit der Untersuchung der Regio hypothalamica befaßt haben. Aus dem deutschen Schrifttum sind vor allem zu nennen: Malone, Greving, Pines, Stengel, Grünthal und Brockhaus, aus dem ausländischen die Autoren: Bodian, Crouch, Gurdjian, Krieg, Rioch und Roussy und Mosinger.

Material und Methodik

Zur Untersuchung kamen sieben Pferdehypophysen nicht kastrierter Tiere, die unmittelbar nach der Schlachtung entnommen und fixiert wurden. Bei der Entnahme wurde darauf geachtet, daß die Verbindung von Hypophyse und Zwischenhirn erhalten blieb. Das Zwischenhirn wurde entsprechend der Ausdehnung der Regio hypothalamica umschnitten. Ein Teil der Objekte wurde durch Gefäßinjektion, ein anderer Teil durch Einlegen in die Fixierungsflüssigkeit fixiert. Als Fixierungsflüssigkeiten kamen in Betracht: Die Formalin-Alkohol-Eisessig-Methode von Bodian, Bouinsche Flüssigkeit, Formalin 10% und Susa. Das Material wurde in Paraffin oder kombiniert in Paraffin-Celloidin und in reinem Celloidin eingebettet und in Serien geschnitten. Als Schnitt-richtung wurde die frontale und sagittale Ebene gewählt. Die Schnittdicke betrug 8—12 μ . An Färbungen wurden angewandt: Methoden nach Gomori, v. Gieson, Holzer, Nissl, die Modifikation der Weigert-schen Markscheidenmethode nach Bacsich, die Trichromfärbung nach Masson und die Eisenhämatoxylinmethode nach Heidenhain, die Azanmethode und die Hämatoxylin-Eosinfärbung. Zur Imprägnation der Nervenfasern wurde die Methode nach Bodian und zur Darstellung des Gefäßbindegewebes die Methode von Perdrau benutzt. Zur Darstellung der Glia wurde neben der Methode von Holzer auch eine Modifikation der Hortega-Methode an älteren Formolmaterial nach Kanzler zu Hilfe genommen.

Makroskopische Befunde

„Die Hypophyse des Pferdes ist in der Regel ein längliches, plattes, herzförmiges, kastanienartiges Gebilde mit kaudalgerichteter, an der rudimentären, niedrigen Lehne liegender Spitze.“ Diese Worte Lothringers benutzt Trautmann für seine Beschreibung der Pferdehypophyse. Wie auch eigene Beobachtungen ergeben ist die Fossa hypophyseos des Pferdes außerordentlich flach. Die Sattellehne besteht nur aus einem kleinen Höckerchen am kaudalen Ende der Grube. Die Dura mit dem Periost des Sattels verwachsen, ist einerseits fest mit dem Knochen, andererseits ebenso fest mit der ventralen Hypophysenfläche verbunden. Ein Herausnehmen der Hypophyse im Zusammenhang mit dem Gehirn ist daher außerordentlich schwierig. Daher muß

zunächst der Hypophysenrand umschnitten und dann das Dura-periost vorsichtig vom Knochen gelöst werden. Weiterhin muß am entnommenen Präparat die mit der ventralen Hypophysenfläche verwachsene Dura vorsichtig von der Kapsel des Organs

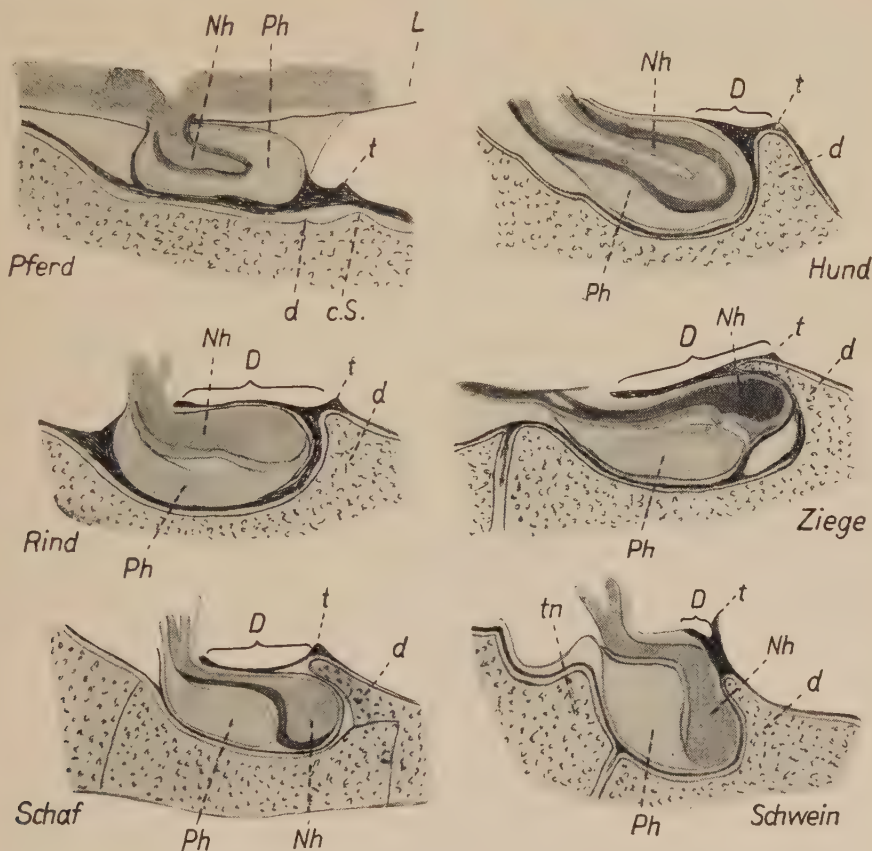


Abb. 1. Die Hypophyse mit ihrer Umgebung, bei einigen Haussäugetieren. Halbschematische Skizze nach Koller. *D* = Diaphragma; *d* = dorsum; *T* = plica clinioidea transversa; *c. s.* = crista sphenooccipitalis; *PH* = Prähypophyse (Vorderlappen; *Nh* = Neurohypophyse; *L* = Arachnoidea; *tn* = Tuberculum.

abpräpariert werden, da ein Belassen der Dura auf der Hypophyse exakte Paraffinserien unmöglich macht. Durch die Härte der Dura werden andernfalls die einzelnen Mikrotomschnitte zerissen. Der Duraüberzug der ventralen Hypophysenfläche umgreift den seitlichen Hypophysenrand wulstartig und heftet sich an das kleine, höckerartige Dorsum sellae mit besonders kräftigen Zügen an. Wesentlich feinere bindegewebige Fasern strahlen von

dort aus auf die dorsale Fläche der Hypophyse und helfen ihre dorsale Kapsel bilden. In der halbschematischen Abbildung Kollers (Abb. 1) über die vergleichende Anatomie der Hypophysenumgebung ist die Beziehung der Pferdehypophyse zur Dura und die Ausbildung des knöchernen Hypophysenbettes im Vergleich zu anderen Haussäugetieren dargestellt. Die vom Dorsum sellae in die dorsale Hypophysenkapsel einstrahlenden bindegewebigen Züge reichen bis an den Sulcus infundibularis, der Ansatzstelle des Trichters am Tuber cinereum (s. Abb. 2). Dort vermischen

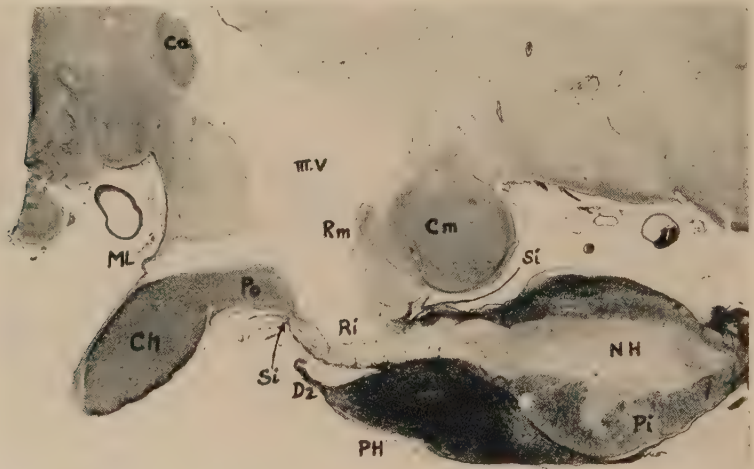


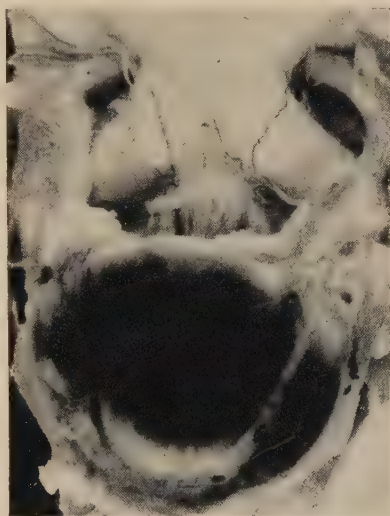
Abb. 2. Sagittalschnitt durch die Hypophyse und das Zwischenhirn des Pferdes. *Ca* = Commissura anterior; *Cm* = Corpus mamillare; *Rm* = Recessus mamillaris; *Ri* = Recessus infundibuli; *Si* = Sulcus infundibularis; *Ch* = Chiasma; *ML* = Membrana limitans; *NH* = Neurohypophyse; *Pi* = Pars intermedia; *PH* = Vorderlappen; *Po* = Pars oralis tuberis. Vergr. 2,8:1.

sie sich mit dem Bindegewebe des hier liegenden Gefäßkonvolutes. Ventral reicht die Dura nicht bis an den Sulcus infundibularis heran. Sie läßt den Trichter ganz frei, umfaßt nur mit kräftigen Zügen den zipflig ausgezogenen Vorderlappen und heftet diesen an den Knochen an. In der Abb. 2 ist dieser vordere Durazipfel bei *Dz.* noch deutlich zu sehen. Die Abbildung Kollers (Abb. 1) muß hier, wie aus dem Sagittalschnitt meiner Abb. 2 zu sehen ist, einer Korrektur unterzogen werden. Wie jedoch die Abbildung Kollers zeigt, kann beim Pferd auf Grund dieser eigentümlichen Beziehungen der Hypophyse zu ihrer Umgebung nicht von einem extra- und intrasellaeren Hypophysenabschnitt wie bei anderen Säugetieren gesprochen werden. Ein

Diaphragma sellae und ein Foramen diaphragmatis fehlt beim Pferd. Ellenberger und Baum fassen den Ansatz der Dura an der Drüsencircumferenz als Foramen sellae auf. Sie sagen: „Beim Pferd ist das Foramen hingegen soweit, daß es die Hypophyse nahezu an ihrem horizontalen Umfang umfaßt“. Dorsal liegt der Hypophysenkapsel gegenüber dem Corpus mamillare ein schwammartiges Netzwerk aus leptomeningealem Gewebe auf. Es enthält in einer großen Anzahl von Kammern Liquor cerebrospinalis. Es stellt anscheinend ein Schutzpolster gegen-

Abb. 3.

Aufsicht auf die Zwischenhirnbasis des Pferdes. Im unteren Bildabschnitt die Hypophyse, anschließend das Infundibulum mit Sulcus infundibularis und Tuber cinereum. Im oberen Bildabschnitt das Chiasma. Vergr. 2:1.



über der darüber liegenden basalen Gehirnofläche und dem Corpus mamillare dar. Trautmann gibt in seiner Arbeit (1908) eine eingehende Beschreibung der Gestalt, der Maße und des Gewichtes der Pferdehypophyse, daß ich nichts weiter hinzuzufügen brauche. Meine Befunde stimmen mit dieser Beschreibung vollkommen überein.

Nach Fortnahme der Hirnhäute wird am oralen Rand der Hypophyse das Infundibulum sichtbar, das beim Pferd wie auch bei anderen Säugetieren, nicht aber wie beim Menschen die Form eines Trichters, sondern eher die eines breiten Schildes besitzt (Abb. 3). Mittels des Infundibulum setzt die Hypophyse am Tuber cinereum an. Dieser Ansatz wird ventral von einer seichten und dorsal von einer tiefen Furche markiert, die nach Spatz, Diepen, Gaupp auch hier als Sulcus infundibularis bezeichnet

werden soll (Abb. 2). Wie auch bei allen untersuchten Arten endet hier der Hirnteil der Hypophyse. Der Umschlag von adeno-hypophysärem Gewebe reicht im Gegensatz zu den Angaben von Spatz und Mitarbeitern beim Pferd über den Sulcus infundibularis hinaus und bedeckt noch einen Teil der basalen Fläche des Tuber cinereum. Die Achse des Infundibulum verläuft beim Pferd wie bei allen Vertebraten von oro-dorsal nach ventro-caudal. Wie Diepen eingehend berichtet kommt es in der Phylogenese und in der Ontogenese höherer Affen und des Menschen im Zusammenhang mit einer Rotierung (Hebung des caudalen Randes) des Chiasmas und seiner Verlagerung nach occipital nicht nur zu einer Drehung der Achse des Hypophysenstieles von ventro-caudal nach ventro-oral, sondern auch zu einer Verkürzung der diencephalen Basis. Während bei den Vertebraten zwischen Chiasma und Infundibulum die Pars oralis tuberis mit dem Ansatz des Infundibulum noch breit im Blickfeld liegt (Abb. 3) inseriert beim erwachsenen Menschen das Infundibulum direkt caudal vom Chiasma. Damit verschwindet beim Menschen die Pars oralis tuberis vollkommen, während beim Pferd, wie auch bei den übrigen untersuchten Säugetieren die Pars oralis tuberis noch eine bedeutende Ausdehnung besitzt, ist bei diesen Tieren im Gegensatz zum Menschen die Pars caudalis tuberis stark verkürzt. Auch die unterschiedliche Ausbildung des Sulcus infundibularis (oral seicht, caudal tief einschneidend) steht mit der Achsendrehung des Infundibulum in Zusammenhang und ändert sich mit ihr. Diepen führte diese Veränderung an der diencephalen Basis darauf zurück, daß der Wachstumsdruck des Gehirns von occipital her tiefer ansetzt, als der Wachstumsdruck von frontal (Ausdehnung des Frontallappens nach basal und occipital).

Im Zusammenhang mit der Verkürzung der diencephalen Basis kommt es zu gleichgerichteten Vorgängen an der knöchernen Schale. So verschieben sich Türkensattel und Chiasmalager gegeneinander. Schuchardt hat diese Verkürzung der Schädelbasismitte innerhalb der Säugetierreihe systematisch untersucht und den Index der Schädelbasismitte der einzelnen Arten errechnet. Nach Spatz besteht dieser Index aus der Beziehung der Länge der Schädelbasismitte (vordere Ränder der Canales fasciculorum opticorum bis hintere Sattellehne) und dem längsten Maß des sagittalen Durchmessers des Schädels. An den Anfang der Tabelle setzt Schuchardt den Igel mit einem Index von 82,1, am Ende steht der Mensch mit einem Index von 10,8. Das Pferd steht etwa in der Mitte (43,0), zwischen Kaninchen (52,6), Meer-

schweinchen (50,2) und Rind (36,5). In der Folge der so aufgestellten Organisationsstufen rangieren die Ungulaten tiefer als die Carnivoren.

Der Recessus infundibuli des III. Ventrikels durchsetzt das Infundibulum fast bis an den Hinterlappen. Der kompakte Teil des Trichters¹⁾ ist außerordentlich kurz. Er kann im Übersichtspräparat (Abb. 2) lediglich an der Enge zwischen den angrenzenden Abschnitten der Pars intermedia erkannt werden und ist am Bodianpräparat strukturell vom Infundibulum und Hinterlappen zu unterscheiden. Auf die Eigentümlichkeit dieses Abschnittes soll an anderer Stelle noch näher eingegangen werden. Der spaltförmige Recessus durchzieht das Infundibulum in einer zur Achse des Trichters geneigten Richtung, daß, wie der Sagittalschnitt zeigt (Abb. 2), die Dorsalwand schmaler wird als die ventrale. Bis über den Sulcus infundibuli hinaus wird sowohl die dorsale als auch die ventrale Trichterwand von adenohipophysärem Gewebe, der bereits erwähnten Pars infundibularis der Adenohipophyse begleitet. Im Gegensatz zu den Feliden reicht der Recessus nicht tief in den Hinterlappen hinein. Auch ist die dieser Tierart eigene große Hypophysenhöhle zwischen Pars intermedia und Vorderlappen beim Pferd nicht vorhanden. Die Hypophyse ist, wie der Sagittalschnitt (Abb. 2) erkennen läßt, deutlich in drei Abschnitte gegliedert. Zentral liegt der Nervenlappen, der bis auf die Höhe des distalen Endes des Recessus infundibuli von dem sehr breiten Epithelsaum der Pars intermedia eingescheldet wird. Zur Seite des kompakten Trichterandes endet die Pars intermedia unter starker Verschmälerung mit einer Spitze, an die sich unmittelbar die Pars infundibularis der Adenohipophyse anschließt. Der Vorderlappen umfaßt die Pars intermedia nicht ganz (Abb. 2). Die ventro-caudale Fläche, wie auch die hintere Spitze der Hypophyse bleiben frei von adenohipophysärem Gewebe. Hier grenzt die Pars intermedia direkt an die Durahülle der Drüse. Nach oral läuft die Adenohipophyse in eine scharfe Kante aus, die von einem Durazipfel umfaßt wird. Mittels dieses Zipfels wird die Adenohipophyse fest an den Knochen der flachen Fossa hypophyseos befestigt. Hinter dieser scharfen Vorderkante der Adenohipophyse senkt sich die ventrale Trichterwandung in die Tiefe. Der Spaltraum

¹ Pars compacta infundibuli (Romeis)
Infundibularstem (angelsächsische Literatur)
Zwischenstück (Nowakowski)

zwischen Infundibulum und Adenohypophyse, der auf diese Weise entsteht, ist von lockerem leptomeningealen Gewebe ausgefüllt.

Das Tuber cinereum, das auch beim Pferd in eine relativ große Pars oralis, in eine seitlich ausladende Pars parainfundibularis und in eine sehr kurze Pars caudalis zu unterteilen ist, wird oral vom Chiasma, seitlich von den Tractus optici und den Pedunculi cerebri und caudal vom markreichen Corpus mamillare begrenzt. Letzteres ist beim Pferd als großer medialer Höcker äußerlich nur in Einzahl vorhanden, im Innern jedoch finden sich bilateral symmetrische Kernareale. Der Recessus mamillaris (auf dem Sagittalschnitt der Abb. 2 ist nur sein Anfang angeschnitten) ist nicht sehr tief. Es sei vorausgeschickt, daß auch das Tuber cinereum des Pferdes aus einem deutlich markarmen mittleren und einem markreicheren seitlichen Abschnitt besteht. Wie noch darzulegen ist, stellen Tuber cinereum und Infundibulum trotz gleicher Genese strukturell verschiedene Gehirnabschnitte dar. Äußerlich wird die Grenze zwischen beiden durch den ringförmigen Ansatz des Trichters, den Sulcus infundibularis, dargestellt, während die innere Grenze (Verzahnungsstelle des N. infundibularis) nicht so exakt zu bestimmen ist.

Mikroskopischer Befund

Neurosekretorisches System

Die großzelligen Kerne Nucleus supraopticus, Nucleus paraventricularis und Nucleus paraopticus tuberculi des Pferdes

Nach älteren Untersuchungen Scharrers handelt es sich bei N. supraopticus und N. paraventricularis um neurosekretorisch tätige Zellgruppen. In den Ganglienzellen dieser diencephalen Kerne beschreibt der Autor granuläre Sekretionsprodukte, die auf Kosten der Nissl-Substanz entstehen. Auch in den Ganglienzellen des N. praeopticus von Fischen konnten Scharrer (1936) und Palay (1943) acidophile Tröpfchen beobachten. Diese Tröpfchen wandern nach Ansicht der Autoren entlang der Fasern des Tractus praeopticohypophyseus von den Zellfortsätzen im Kerngebiet bis zur Neurohypophyse. Hanström (1945, 1947, 1948) beschreibt bei höheren Säugern knollige Anschwellungen von Nervenfasern im Verlauf des Tractus supraoptico-hypophyseus. Mittels der Azanmethode konnte er nachweisen, daß diese Anschwellungen ein gleiches färberisches Verhalten zeigen, wie einzelne Tröpfchen in

der Umgebung der Nervenfasern. In der letzten Zeit vertritt vor allem Bargmann und seine Schule die Ansicht, daß es sich bei den Ganglienzellen der genannten Areale um neurosekretorisch tätige Zellen handelt. Nach seiner Meinung wird das Neurosekret von den Ganglienzellen über die marklosen Nervenfasern zur Neurohypophyse transportiert. Bargmann konnte in der Chrom-Hämatoxylin-Phloxin-Färbung von Gomori eine nach seiner Ansicht elektive Methode finden, mit der nicht nur das Gebiet der genannten großzelligen Zwischenhirnkerne, sondern auch deren Bahn mitsamt der Endigungen ihrer Nervenfasern im Infundibulum und in der Neurophyophyse darzustellen sei. Die Elektivität der Gomori-Methode wird allerdings in neuerer Zeit von einigen Autoren, so von Goslar und Hagen, angezweifelt. Nichtsdestoweniger bleibt es das Verdienst Bargmanns, mit Hilfe der Gomori-Methode erstmalig eine Bahn färberisch dargestellt und von benachbarten Faserverbindungen unterschieden zu haben. Wie aus den Arbeiten der Bargmannschen Schule zu ersehen ist, sind die Ergebnisse mit der Gomori-Methode an den untersuchten Tierarten recht unterschiedlich. So konnte beim Hund eine weitaus größere Zahl von Ganglienzellen und Fasern stahlblau angefärbt werden als z. B. bei der Ratte (Ortmann) und beim Menschen (Hild). Die Autoren vertreten den Standpunkt, daß sich mit der Gomori-Methode ein Sekret oder zumindest dessen Trägersubstanz spezifisch anfärbt, das für den Wasserhaushalt eine Rolle spielt und als Adiuritin bekannt ist. Der stahlblaue Farbton, der nach Gomori-Färbung an den Elementen der neurosekretorischen Bahn erzielt wird, wird als „gomoripositiv“, d. h. als sekret erzeugend und sekretführend bezeichnet. Dieser Terminus hat bei vielen Autoren scharfe Kritik hervorgerufen. Er ist aber, wenn man nicht mehr in ihn hineinlegt als den Farbeffekt, den er bezeichnet, durchaus brauchbar und soll der Kürze wegen auch hier benutzt werden. Die Bezeichnung „gomoripositiv“ ist jedoch nur auf die Anfärbung nervöser Elemente zu beschränken, da sich gelegentlich auch andere Fasern und Zellelemente, wie z. B. elastische Fasern und die basophilen Zellen des Vorderlappens im gleichen Farbton darstellen. In dieser beschränkten Anwendung kann jedoch ohne weiteres von einer elektiven Färbung und von einem gomoripositiven System gesprochen werden. Kein anderes Kerngebiet des Zwischenhirns und keine der dort vorhandenen Faserverbindungen zeigen eine ähnliche Reaktion auf die Gomori-Methode. Ich möchte jedoch nicht das Gomoriblau mit dem Wirkstoff Adiuritin oder mit dessen Trägersubstanz identifizieren. Es erscheint nach wie vor zweifelhaft, ob es sich hier um die Darstellung eines Wirkstoffes oder um deren mehrere handelt. Fragen dieser Art sind mit Hilfe morphologischer Methoden nicht zu entscheiden und sollen daher auch nicht diskutiert werden. Die Einheit Kerngebiet im Hypothalamus-Bahn-Neurohypophyse ist für die Steuerung des Wasserhaushaltes und für die Bereitstellung des Wirkstoffes Adiuritin verantwortlich, darüber kann nach den Ergebnissen zahlreicher Untersucher nicht mehr gezweifelt werden. Es ist zu erwarten, daß die einzelnen Elemente dieses Systems strukturell auf seine Leistungen abgestimmt sind.

Den Arbeiten über das neurosekretorische System liegen vor allem Untersuchungen an Gehirnen der üblichen Versuchstiere zugrunde. Es wurden bislang einzelne markante Vertreter aus der gesamten Säugetierreihe ausgewählt. Eine Zusammenstellung der Befunde gibt die Arbeit von Bargmann, Hild, Ortmann und Schiebler (1950). Danach wurden untersucht von den Säugetieren: Hund, Katze, weiße Ratte, weiße Maus, Goldhamster; von den Reptilien: Ringelnatter und Kreuzotter; von den Amphibien: Kröten, Wasserfrösche, Grasfrösche und Molche und von den Teleostiern: Schleie. Bargmann und Jakob (1952) beschreiben außerdem an Hand der Taube die neurosekretorische Bahn der Vögel. Hinzu kommen die Untersuchungen Scharrers und seiner Mitarbeiter, die sich vornehmlich mit neurosekretorischen Vorgängen an niederen Wirbeltieren und Wirbellosen beschäftigen. Da die großen Haussäugetiere in der Reihe der untersuchten Arten fehlen, soll der Pferdehypothalamus auch hinsichtlich seiner neurosekretorischen Bahn beschrieben werden.

Zu den genannten großzelligen hypophysenfernen Kernen N. supraopticus und N. paraventricularis kommt beim Pferd noch ein dritter hypophysennaher Kern, der N. paraopticus tuberis, wie ich ihn nennen möchte, hinzu. Der Kern liegt parainfundibulär in den lateralen basalen Abschnitten des Tuber cinereum. Seine Eigentümlichkeiten werden im Anschluß an die Besprechung der beiden anderen Kerne dargelegt.

Der Nucleus supraopticus des Pferdes

Der N. supraopticus des Pferdes ist ein bandartig gestaltetes Kerngebiet, das dem Tractus opticus und dem Chiasma dicht anliegt. Auf Frontalschnitten beginnt der Kern (caudaler Pol) mit einer Zellgruppe, die dorso-lateral vom Tractus opticus gelegen ist, auf der Höhe der eben angeschnittenen Vorderwand des Infundibulum. Im weiteren Verlauf des Tractus opticus auf das Chiasma zu nimmt der Kern an Ausdehnung und Zellzahl zu. Dabei wird der lateral vom Tractus gelegene Abschnitt kürzer, der Kern schiebt sich weiter nach medial und liegt mit seiner Hauptmasse dorsal vom Tractus. Er besitzt hier die Form eines der Krümmung des Tractus opticus angepaßten Keiles. Die Spitze des Keiles zeigt nach lateral, die Basis nach medial. Diese erreicht in Höhe des Chiasmahinterrandes noch nicht die Ventrikelwandung (Abb. 4). Erst im Bereich des Recessus supraopticus schiebt sich der Kern bis an die Ependymgrenze des Ventrikels. Hier liegt er dorsal vom Chiasma. Bis gegen das orale Ende des Recessus supraopticus ist der Kern in der Wand des Recessus immer noch festzustellen. Sein oraler Pol fällt mit der oralen Begrenzung des Recessus supraopticus zusammen. Diese dorso-laterale, dem Tractus opticus und dem Chiasma aufliegende Zell-

gruppe stellt die Hauptmasse des N. supraopticus des Pferdes dar. In Höhe seines caudalen Poles finden sich an der dorsomedialen Begrenzung des Tractus opticus noch einige verstreute Zellnester, die etwa der dorsomedialen Gruppe des Kernes beim Menschen entsprechen. Sie sind bis an den Hinterrand der Sehnervenkreuzung zu beobachten, stehen aber in keinem Zusammenhang mit dem dorso-lateralen Kernteil. Eine ventromediale Gruppe (Gre-

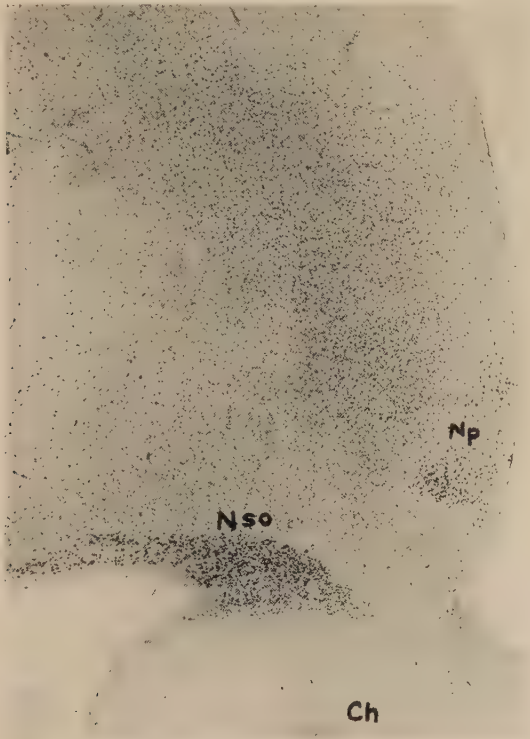


Abb. 4. Frontalschnitt durch das Chiasma (Ch); Nissl;
Nso = N. supraopticus, Np = N. paraventricularis. Vergr. 9:1.

ving) konnte nicht beobachtet werden. Sagittalschnitte bestätigen den Zusammenhang des größeren dorso-lateralen Kernteiles. Auch einzelne dorsomedial gelegene Zellen sind im caudalen Kernabschnitt zu erkennen. Sie liegen verstreut und bilden kleinere Gruppen, gehören aber auf Grund der Form und Färbbarkeit (Gomori) ihrer Zellen zum N. supraopticus (Abb. 5).

Der N. supraopticus gehört zu den großzelligen Kernen des Zwischenhirns. Seine Ganglienzellen bieten ein vielgestaltiges

Bild. Neben großen Zellen mit drei, vier und mehr Fortsätzen liegen kleinere, die weder im Silber- noch im Nissl-Bild einen Fortsatz erkennen lassen (Abb. 6). Charakteristisch für das Kerngebiet sind ebenso bipolare Zellen. Diese zeigen nach Gomorifärbung vielfach die Gestalt einer Kaulquappe, da sich der eine Fortsatz

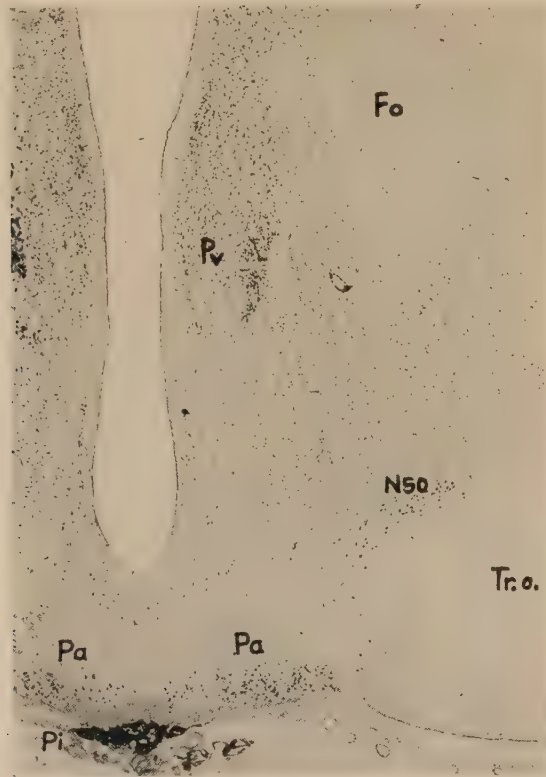


Abb. 5. Frontalschnitt durch die Pars oralis tuberis; Nissl;
Tr. o. = Tractus opticus; *Nso* = N. supraopticus, pars dorsomedialis;
Pv = N. paraventricularis; *Pa* = N. Paraopticus tuberis; *Fo* = Fornix;
Pi = Pars infundibularis der Adenohypophyse. Vergr. 9:1.

mit dem Zelleib zusammen dick stahlblau anfärbt, während der zweite Fortsatz vielfach nicht zu sehen ist (Abb. 7). Bei Betrachtung dieses Kernareals fallen weiterhin kernlose Plasmahaufen und beinahe „nackte“ Zellkerne auf, von denen noch die Rede sein soll. Auf die seit langem bekannte außerordentlich reiche Vascularisation des Kerngebietes soll an dieser Stelle hingewiesen werden.

Trotz des Formenreichtums der Ganglienzellen sind ihre Zellkerne annähernd gleich groß. Die Größe und Gestalt der Zellen wird lediglich durch die Masse des Cytoplasmas und die Zahl der Fortsätze bestimmt. Die Zellkerne liegen in der Regel exzentrisch. Ihre Randständigkeit kann so ausgesprochen sein, daß sie, an ihrer Oberfläche nur von einem dünnen Plasmaschleier überzogen, weit aus der Zelle hervorsehen. Werden diese stark exzentrisch liegenden Kerne durch den Schnitt tangential getroffen, dann bieten sie das Bild sogenannter „nackter“ Kerne. Nackte Kerne trifft man jedoch so häufig an, daß sie nicht allein von tangential angeschnittenen Zellen herrühren können. Weitere Be-

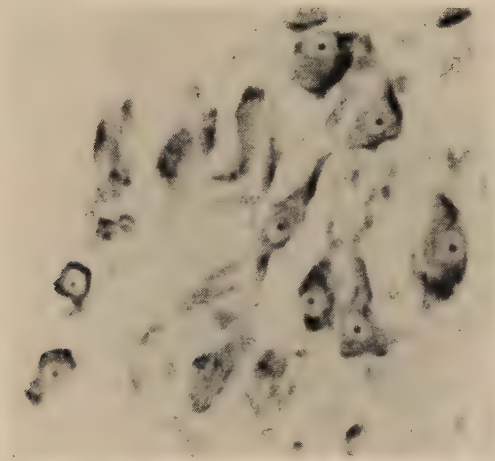


Abb. 6. N. supraopticus, Nissl. Eine Gruppe von Ganglienzellen und kernlosen Plasmamassne. Links im Bild zwei kleinere Ganglienzellen. Vergr. 320 : 1.

obachtungen ergaben, wie noch darzulegen ist, daß sie auch auf eine andere Weise entstehen. Nur wenige Zellkerne sind rund, die meisten haben eine längs-ovale Form. Sie sind durch eine deutlich anfärbbare Membran vom Cytoplasma abzugrenzen und besitzen immer einen großen, dunklen Nucleolus. Das Karioplasma erscheint sehr hell und klar, nur vereinzelt finden sich größere Chromatinbrocken, die durch feine Chromatinfäden untereinander verbunden sind. Der Zelleib der großen multipolaren Ganglienzellen ist häufig sehr unregelmäßig konturiert. Auch zwischen den Fortsätzen ist er nicht scharf begrenzt, sondern eher zerrissen und unscharf. Hier und da hängt er durch

Plasmabrücken mit einem Plasmakörper oder mit einer benachbarten Ganglienzelle zusammen, so daß oft Bilder einer teiliierten, zweikernigen Zelle anzutreffen sind. Auch echte zweikernige Zellen werden beobachtet (Abb. 8).

Wie auch andere Untersucher dieser Kernareale feststellen konnten, lassen sich am Cytoplasma eine Reihe von Befunden erheben, die für Ganglienzellen dieses Systems charakteristisch sind. Im Gegensatz zu den Ganglienzellen anderer Kerngebiete liegt hier die Nisslsubstanz klumpig und verbacken in den peripheren Bezirken des Cytoplasmas. Die perinucleäre Zone hingegen ist im Nissl-Bild stark aufgehellt (Abb. 6). Diese eigentümliche Verteilung der chromatophilen Substanz läßt an Bilder denken, wie sie aus der Zellpathologie bekannt sind. So entstehen im Laufe der retrograden Degeneration Zellbilder, die denen der neurosekretorisch tätigen Zellen außerordentlich ähnlich sehen. Auch hier ist eine zentrale Chromatolyse zu beobachten, der Kern ist an die Zellperipherie gerückt, und von den Fortsätzen sind nur noch kurze Stümpfe vorhanden. Bielschowsky (1928) hält das Zellbild der retrograden Degeneration nicht für ein Zeichen des baldigen Zelltodes. Er schreibt: „Man neigt heute der Auffassung zu, daß die sogenannte retrograde Zellveränderung ein Vorgang ist, der mit der Reparation der verstümmelten Neurons in enger Beziehung steht.“ Derartige regenerative Vorgänge sind in der Tat auch an den Endigungen der Nervenfasern dieser Kerngebiete zu beobachten. Bei Betrachtung des Sekretionsvorganges kann auf die auffällige Übereinstimmung der Bilder verwiesen werden. Auch von der Poliomyelitis sind ähnliche Zellveränderungen bekannt, doch treten hier sehr bald schwere Veränderungen des Zellkernes auf, die damit den Untergang der Zelle ankündigen. Mit diesen Vergleichen soll keineswegs der Anschein erweckt werden, als ob die Ganglienzellen des N. supraopticus pathologisch veränderte Zellformen darstellen. Es liegen auch keinerlei Anzeichen dafür vor, daß, abgesehen von einem normalen Verschleiß, sich hier physiologisch-degenerative Vorgänge abspielen, wie sie Hagen annimmt. Sie glaubt, daß die Sekretbereitung einen Opfertod der Zellen zur Folge habe und spricht von einem holokrinen Sekretionsvorgang. Sie vergleicht die Sekretbereitung der Ganglienzellen neurosekretorischer Areale mit sekretorischen Vorgängen der Hauttalgdrüsen. Diese These über den Sekretionsvorgang läßt sich

am Pferdezwischenhirn nicht in vollem Umfang aufrecht erhalten. Wenn auch das Bild der neurosekretorischen Ganglienzelle von dem Äquivalentbild Nissls abweicht, so ist sie damit noch nicht zu einer pathologischen und anormalen Form gestempelt. Es sei daran erinnert, daß auch die Zellen der Clarkeschen Säule ähnliche Abweichungen vom Normalbild einer Ganglienzelle aufweisen, aber deswegen nicht als pathologische oder degenerative Form angesprochen werden können.

Neben der zentralen Chromatolyse, der exzentrischen Lage des Zellkernes, den zeitweilig sehr kurzen stummelförmigen Fortsätzen, Merkmale, die zum Vergleich mit der retrograden Degeneration Anlaß gaben, müssen noch weitere bauliche Besonderheiten dieser Zellen aufgezeigt werden. Ich möchte jedoch, da diese Merkmale allen neurosekretorischen Kernarealen zukommen, der Besprechung dieser Besonderheiten eine Beschreibung der übrigen Kernareale vorausschicken.

Der Nucleus paraventricularis des Pferdes

Der orale Pol des N. paraventricularis liegt auf dem Frontalschnitt in Höhe der vorderen Commissur dicht an der Ventrikelwandung. Zu Anfang besteht noch ein Zusammenhang des Kernes mit dem N. supraopticus. Diese Verbindung ist etwa in einer Tiefe von 20 Schnitten ($12\ \mu$) festzustellen. Caudalwärts in Höhe des Hinterrandes der vorderen Commissur verliert er den Zusammenhang mit dem N. supraopticus und verschiebt sich weiter nach dorsal. Etwa 60 Schnittdicken caudalwärts seines oralen Poles besitzt er bereits seine größte Ausdehnung. Er hat hier die Form eines langgestreckten Dreieckes mit geschwungenen Kanten. Die kurze Dreiecksbasis läuft dem Oberrand des N. supraopticus, die mediale Begrenzung dem Ventrikelependym parallel. Seine lang ausgezogene Spitze findet sich auf der halben Höhe des Ventrikelspalts. Die Verteilung der Ganglienzellen in diesem Areal ist keine gleichmäßige. Im basalen Abschnitt liegen die Zellen in Gruppen und Zellnestern beieinander, während zur Spitze hin Einzelzellen verstreut angeordnet sind. In einer Entfernung von weiteren 60 Schnitten caudalwärts tritt der Kern in topische Beziehungen zur Fornixsäule (Abb. 5). Anfangs liegt er noch ventromedial von ihr, in caudalen Abschnitten (die Fornixsäule tritt mehr und mehr in den ventralen Bereich des Schnittes, während der Kern sich nach dorsal erhebt) liegt der Kern zwischen Fornix

und Ventrikelependym. Bis zu seinem caudalen Pol, der etwa in Höhe von 85 Anschnitten der Trichtervorderwand zu suchen ist, behält er seine ventrodorsale Richtung bei und schiebt sich allmählich mit den lateralen Teilen des caudalen Abschnittes bogenförmig über die Fornixsäule. Der Kern besteht im ganzen aus einer geschlossenen Zellgruppe. Abgesprengte Teile konnten nicht festgestellt werden. Sagittalschnitte bestätigen die Befunde der Frontalserie. Auch hier ist der Zusammenhang des oralen Kernpoles mit der dorsomedialen Kante des N. supraopticus zu beobachten.

Die Ganglienzellen des N. paraventricularis variieren wie die des N. supraopticus sehr in Größe und Form. Bei den großen Ganglienzellen handelt es sich offenbar um multipolare Zellen, doch sind die Zellfortsätze im Nisslbild hier noch schlechter zu bestimmen. Bipolare Zellen sind in weitaus geringere Zahl anzutreffen (Abb. 9). Daneben finden sich auch hier kleine cytoplasmaarme Zellen, sogenannte nackte Kerne, die nur von einem schmalen Plasmasaum umgeben sind. Auch hier sind die gleichen Merkmale neurosekretorischer Zellgruppen, Zellkern, Cytoplasma und Fortsätze betreffend wie beim N. supraopticus vorhanden. Auffällig groß sind jedoch hier Ganglienzellen, in deren Cytoplasma sich ein Neurofibrillengerüst imprägnieren läßt.

Der Nucleus paraopticus tubercis des Pferdes

Beim Pferd liegt in der basalen Wandung des Tuber cinereum um die Anheftungsstelle des Infundibulum ein sehr deutlich abgrenzbares und stark anfärbbares Gebiet großer Ganglienzellen. Im deutschen Schrifttum konnte ich keinen Kern finden, der diesem Areal beim Pferd entsprechen würde. Sowohl aus topischen als auch aus cytoarchitektonischen Gründen ist es nicht zugänglich, diesen Kern als einen Teil des N. supraopticus zu bezeichnen. Nach Durchsicht des amerikanischen Schrifttums mußte ich allerdings feststellen, daß Bodian beim Opossum offenbar einen homologen Kern beschreibt. Die amerikanischen Autoren (Gurdjian, Crouch, Rioch, Ingram, Hannet und Ranson) bezeichnen den N. supraopticus als N. tangentialis. Bodian unterteilt beim Opossum diesen N. tangentialis in eine Pars supraoptica, eine Pars diffusa und eine Pars tubercalis. Bei der Pars tubercalis handelt es sich sehr wahrscheinlich um ein dem N. paraopticus tubercis homologes Gebiet. Ich habe die Bezeich-

nung N. paraopticus tuberculi gewählt, weil der Kern parainfundibulär an der Basis des Tuber cinereum, medioventral vom Tractus opticus liegt. Außerdem soll die Benennung die nahe Verwandtschaft des Kernes zum N. supraopticus ausdrücken. Wie noch darzulegen ist, gehört er eindeutig zum neurosekretorischen System. Eine Verwechslung mit den Nuclei tuberculi des Menschen ist aus cytoarchitektonischen Gründen nicht möglich, da es sich bei diesen Kernen durchweg um kleinzellige Areale handelt. Aus diesem Grunde ist auch die Bezeichnung N. tuberculi lateralis unterblieben. Aus den Beschreibungen Grevings und Malones ist klar zu ersehen, daß der N. paraopticus des Pferdes außer seiner Lage mit den lateralen Tuberkernen nichts gemein hat. Ob Stengel bei Hunden und Katzen ein gleiches Kerngebiet gesehen hat, ist nicht zu ermitteln. Er spricht (1926) von einer Zellgruppe im lateralen vorderen Teil des Tuber und fügt eine schematische Zeichnung bei, die bezüglich der Zellgröße eine gewisse Ähnlichkeit seiner Zellgruppe mit der des N. paraopticus tuberculi erkennen läßt. Betrachtet man bei Durchmusterung einer Schnittserie den oralen Kernpol, dann glaubt man zunächst, die auch bei anderen Tierarten beschriebene Pars ventromedialis des N. supraopticus zu sehen. Doch läßt sich nach Aufsuchen des oralen Kernpoles leicht feststellen, daß der Kern mit einzelnen Zellen in der Vorderwand des Tuber cinereum kurz vor dem Abgang des Infundibulum beginnt (Abb. 5). Der Kern dehnt sich schnell weiter nach lateral aus und erreicht dann die mediale Kante des Tractus opticus. Es handelt sich hier also nicht um ein Übergreifen des N. supraopticus auf die Basis des Tuber cinereum, sondern um das Auftreten eines selbständigen Kerngebietes im lateralen Feld. Weiter caudal begleitet der Kern den Trichteransatz. Etwa in Höhe des Abganges der hinteren Trichterwandung ist sein caudaler Pol zu suchen. Seine mediale Kante schneidet in parainfundibulären Tuberabschnitten mit dem Sulcus infundibularis ab (Abb. 45). So begleitet der parainfundibuläre großzellige Kern beinahe den ganzen Trichteransatz am Tuber cinereum und liegt, wie das Nissl-Bild zeigt, als ein stark anfärbbares Band an dessen Basis. Seine größte Breite besitzt er in den lateralen Tuberpartien. Mit diesem Kern rückt das neurosekretorische System im Gegensatz zu anderen bereits untersuchten Säugetieren dicht an das Infundibulum und damit an die Neurohypophyse heran. Die Bezeichnung

„hypophysenfern“ (Spatz) für die neurosekretorischen Zellgruppen muß für das Pferd daher fortfallen. Durch den N. paraopticus tuberis ist dieses System der Neurohypophyse sehr nahe gerückt, schiebt sich doch seine mediale Kante bis an den N. infundibularis heran. Dorsal wird der Kern vom N. ventrolateralis begrenzt, dessen lockeres Gefüge topisch und cytoarchitektonisch Ähnlichkeit mit den Nuclei tuberis laterales des Menschen und der Primaten besitzt. Es hat den Anschein, als ob der N. ventrolateralis beim Pferd durch den N. paraopticus tuberis um dessen Breite nach dorsal verschoben und vom Boden des Tuber cinereum abgedrängt worden ist.

Schon eine oberflächliche Durchmusterung seiner Ganglienzellen erinnert sofort an die beiden anderen Kerne des neurosekretorischen Systems, an den N. supraopticus und N. paraventricularis. Im Gegensatz zu diesen besteht der Kern fast nur aus großen Zellen mit mehreren Fortsatzstümpfen, von denen einer meist in einer größeren Ausdehnung darzustellen ist. Gelegentlich sind aber auch hier länger gestreckte bipolare Zellen zu sehen. Besonders auffällig sind neben den üblichen Merkmalen der neurosekretorisch tätigen Zellen (Randständigkeit des Kernes, verbackene Nisslsubstanz und zentrale Chromatolyse) die außerordentlich zahlreichen Vakuolen (Abb. 10 a u. b). Die hier fast nur in Einzahl vorhandenen Vakuolen sind wesentlich größer als in den anderen zur Rede stehenden Kernarealen und eröffnen sich teilweise in die Umgebung. Dünne, oft fadenförmig ausgezogene Cytoplasmastränge und -brücken umfassen diese Hohlräume. Zwischen den Zellen, zum Teil noch mit ihnen in Verbindung, liegen zahlreicher als in den Kerngebieten des N. supraopticus und N. paraventriculari kernlose Plasmamassen. Ebenso sind hier wie bei den beiden anderen Kernen cytoplasmaarme Zellen („nackte Kerne“) zwischen die großen cytoplasmareichen eingestreut.

Die Neurosekretion

Mit Hilfe der von Bargmann und seinen Mitarbeitern eingeführten Methode der Chromhämatoxylin-Phloxin-Färbung von Gomori gelingt es in den Ganglienzellen der drei Kerngebiete blauschwarze Granula darzustellen, die in einem von der Bargmannschen Schule untersuchten Zyklus in der Zellperipherie zwischen den Nissl-Schollen entstehen und allmählich die ganze Zelle ausfüllen können. Diese Granula werden nach Ansicht der Autoren entlang der Achsenzylinder der marklosen Fasern des Tractus supraoptico-hypophyseus und des Tractus para-

ventriculo-cinereus zum Infundibulum und zur Neurohypophyse transportiert. Hild hält das mit Hilfe der Gomori-Methode darstellbare Neurosekret für die Trägersubstanz der Hypophysenhinterlappenhormone. Er konnte zusammen mit Zetler in den neurosekrethaltigen Zwischenhirnpartien die Hinterlappenwirkstoffe Adiuritin, Vasopressin und Oxytoxin nachweisen und fand die unmittelbare Umgebung der neurosekretorischen Kerne hormonfrei. Er schließt daraus: „Daß die Wirkstoffe ebenso wie das Neurosekret in den großzelligen, vegetativen Zwischenhirnkernen und nicht in der Hypophyse gebildet werden. Der Hypophysenhinterlappen ist also nicht Hormonbildner, sondern lediglich Speicherungs- und Ausscheidungsorgan.“

Scharrer fand bereits 1928 im Cytoplasma der Ganglienzellen des N. praеоpticus blinder Elritzen in Hämatoxylin-Eosin-Präparaten stark rotgefärbte Kolloidtropfen. In der Annahme, daß es sich hier um einen Sekretionsvorgang der Zellen handele, prägte er im Laufe späterer Jahre den Begriff „Neurosekretion“. Angeregt durch die Arbeiten Scharrers haben seither eine Reihe von Untersuchern mit Hilfe verschiedener Färbungen diese Kolloidtröpfchen angefärbt. Goslar gibt in seiner Dissertation eine Zusammenfassung über die Untersucher und über die von ihnen angewandte Technik. Aus seiner Tabelle sind die verschiedenen Möglichkeiten, das Kolloid anzufärben, abzulesen. Goslar zeigt ferner an Hand eigener Versuchsreihen, daß eine Anfärbung der intra- und intercellulären Granula auch mittels anderer Methoden als der Gomori-Methode möglich ist und bezweifelt die Spezifität der Gomori-Methode. Ich habe einige seiner Färbungen wiederholt und kann seine Ergebnisse nur bestätigen. Bargmann hat allerdings nie bestritten, daß auch mit Hilfe anderer Färbungen das Kolloid darzustellen ist und daß sich mit der Gomori-Methode auch andere Baubestandteile der Gewebe anfärben lassen. Versucht man allerdings, mittels der von Goslar genannten Methoden, die schönen Ergebnisse Bargmanns, die er mit der Gomori-Methode erzielte, zu reproduzieren, dann kehrt man gern zur letzteren Methode zurück. Sie ist offensichtlich die prägnanteste und sicherste und muß als Methode der Wahl für die Darstellung neurosekretorischer Substanzen in den hier zur Rede stehenden Gebieten bezeichnet werden.

Die mit der Gomorimethode erhobenen Befunde lassen allerdings, soweit sie die neurosekretorische Bahn des Pferdehypothalamus betreffen, in gewissen Einzelheiten eine andere Deutung zu. Bei der Beurteilung der Befunde wurde die Gomorimethode nur im Zusammenhang mit anderen Methoden angewandt. So kamen vor allem die Silbermethode von Bodian, die Massonsche Trichromfärbung, Färbung nach v. Gieson, Nissl, die Weigertsche Markscheidenmethode, die Azanfärbung und die Hämatoxylin-Eosin-Färbung zur Anwendung.

In nach Gomori gefärbten Präparaten kann man mit Hilfe stärkerer Optik in den Ganglienzellen der genannten Kerne feine

staubförmige, stahlblaue Granula feststellen, die auch beim Pferd in unterschiedlich starker Verteilung anzutreffen sind. In der Mehrzahl der Zellen liegt sie fein verteilt am Zellrand inmitten der Nisslsubstanz. Die Zellmitte bleibt frei und erscheint hell. Mit Zunahme der Granula wird auch die Zellmitte dunkler gefärbt. Dabei kann schließlich die gesamte Zelle mit blauschwarzer Granula so vollgestopft sein, daß sie als Ganzes blauschwarz erscheint. Solche „gomoripositiven Ganglienzellen“ sind schon mit einer

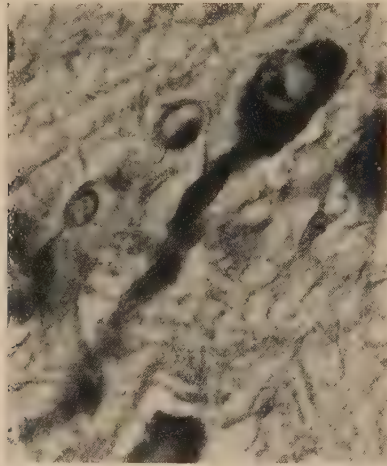


Abb. 7. N. supraopticus, Gomori, gomoripositive Ganglienzelle mit langem, positiven Fortsatz.
Vergr. 720 : 1.

starken Lupe in den Kerngebieten zu erkennen. Sie sind beim Pferd jedoch in weit geringerer Zahl zu beobachten, wie z. B. beim Hund. Ganz vereinzelt finden sich auch Ganglienzellen, bei denen sich die Gomorigranula weit in einen Fortsatz hinein erstreckt, der besonders dick und breit an der Zelle beginnt, sich nur langsam verjüngend allmählich im Schnitt verliert (Abb. 7).

Wie bereits erwähnt ist die Größe der Ganglienzellen dieser Kerngebiete recht unterschiedlich. Von sehr kleinen Ganglienzellen, die nur von einem schmalen Plasmasaum umgeben sind, gibt es bis zu den größten fließende Übergänge. Auch Hagen weist auf die unterschiedliche Größenordnung hin und vergleicht die kleinsten mit Gliazellen, die sich von diesen nur dadurch unterscheiden, daß sich ihr Plasma wie das der Nervenzellen anfärbt. Ich bin der Meinung, daß die kleinen Zellen vor allem

durch ihre Zellkerngröße und -form zweifellos als Ganglienzellen zu erkennen sind, wenn auch damit über die Beteiligung der Glia, die sicherlich nicht nur Halte- und Stützfunktionen ausübt, noch nichts ausgesagt sein soll. Wie bereits erwähnt sind die

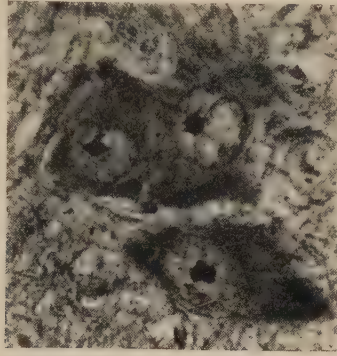


Abb. 8. N. supraopticus, Gomori. Zweikernige Ganglienzelle, man beachte die Gomorigranula.
Vergr. 730 : 1.

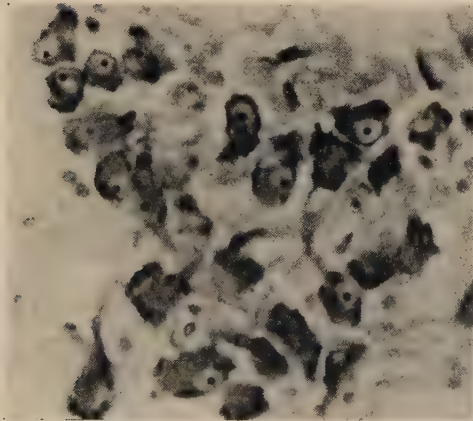


Abb. 9. N. paraventricularis, Nissl. Zellformen. In der linken oberen Ecke kleinere Ganglienzellen. Kernlose Plasmakörper. Vergr. 320 : 1.

Zellkerne der kleinen und der größeren Ganglienzellen überraschenderweise gleich groß oder differieren nur um ein Geringes (Abb. 11). Sie besitzen immer einen deutlichen Nucleolus. Verzerrungen und Fältelungen der Kernmembran sind an den kleinen wie auch an den großen Zellen festzustellen. Bei der Unter-

suchung der Zellgröße taucht der Gedanke auf, ob nicht die Größenunterschiede in einem Zusammenhang mit der Zahl und Länge der Zellfortsätze wie auch der Faserverbindungen stehen können. Ich glaube jedoch nicht, daß für die Ganglienzellen der neurosekretorischen Kerngebiete die *Pierrettsche* Regel gilt. Auf Ganglienzellen mit vorwiegend sekretorischen Leistungen können Regeln, die an rein nervösen Systemen erarbeitet wurden, nicht im gleichen Umfange angewandt werden. Befunde anderer Art dürften die zur Beobachtung kommenden Größenunterschiede der Ganglienzellen anders erklären:

Innerhalb der Kerngebiete des neurosekretorischen Systems liegen kernlose Plasmakörper in größere Zahl zwischen normalen kernhaltigen Ganglienzellen. Solche Plasmakörper beschreibt auch *Hagen*. Sie glaubt, daß es sich hier um Reste zugrundegehender Ganglienzellen handelt. Die Autorin beobachtet solche Plasmakörper aber nicht nur innerhalb der Kernareale, sondern auch im Verlaufe der gesamten neurosekretorischen Bahn bis zur Neurohypophyse. Sie führt auch hier ihre Entstehung auf Ganglienzellentartung zurück. Die granulierten Plasmamassen außerhalb der Kerngebiete sind in der Literatur unter dem Namen *Herring-Körper* bekannt. Ich kann mich der Ansicht von *Hagen* über die Herkunft dieser Gebilde nicht immer anschließen. Doch bin ich ebenso wie sie der Meinung, daß diese Plasmamassen für den Sekretionsvorgang große Bedeutung besitzen. Nach intensiver Durchmusterung der Schnittserien glaube ich sagen zu dürfen, daß die Zahl der zu beobachtenden Plasmakörper eine weitaus größere ist, als die der zugrundegehenden Ganglienzellen. Gewiß können in den zur Rede stehenden Kernarealen degenerierende Ganglienzellen beobachtet werden. Doch hält sich ihre Zahl im Rahmen des normalen Verschleißes nervöser Substanz, der auch andernorts beobachtet werden kann. Die Entstehung der kernfreien Plasmakörper ist jedoch gelegentlich gut zu beobachten und soll hier an Hand einiger Abbildungen erläutert werden. Wie die Abb. 12 erkennen läßt liegt der Zellkern der hier dargestellten Ganglienzelle maximal exzentrisch. Nur an einer Stelle hängt sein Plasmasaum noch mit dem Restkörper der Zelle zusammen. Eine Ablösung der über dem Kern gelegenen Plasmamasse steht offenbar kurz bevor. Als Resultat eines solchen Vorganges verbleibt ein kernloser Plasmateil und eine Restzelle, die aus einem normal großen und normal gebauten Zellkern mit einem mehr

oder minder großen Restplasma besteht. Bilder solcher Plasmaabschnürungen lassen sich allenorts in den Kernarealen beobachten. Nicht immer ist der sich abschnürende Plasmateil so groß

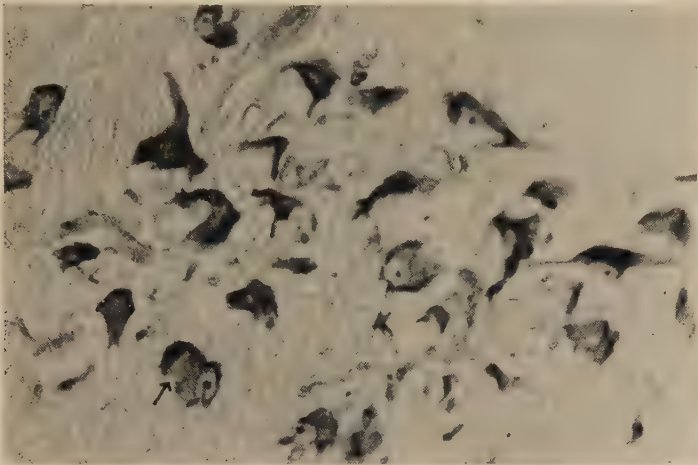


Abb. 10a. *N. paraopticus tuberis*, Nissl. Ganglienzellgruppe mit großen Vakuolen. Man beachte ferner die zahlreichen kernlosen Plasmamassen. Bei der Ganglienzelle im linken unteren Bildabschnitt (siehe Pfeil) kommt es gerade zur Ablösung eines Plasmateiles. Vergr. 320 : 1.

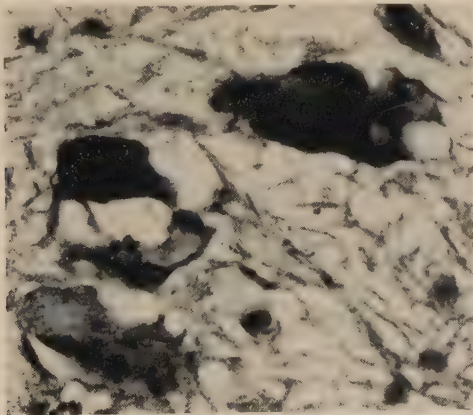


Abb. 10b. *N. paraopticus tuberis*, Gomori. Kleinere und größere gomori-positive Zellen mit großen Vakuolen. Vergr. 720 : 1.

wie der in Abb. 12. In den Abb. 10 a und 13 ist der Abschnürungsvorgang auch kleinerer Plasmateile zu beobachten (s. Pfeil). Aus Befunden, wie sie in der Abb. 13 zur Darstellung kommen, kann man annehmen, daß gelegentlich durch große Vakuolen ein peri-

pherer Plasmabezirk abgehoben wird, der sich schließlich ganz von der Zelle trennt. In der durch Pfeil auf der Abb. 13 bezeichneten Ganglienzelle scheint dieser Vorgang kurz vor dem Abschluß zu stehen. Überall liegen in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Ganglienzellen solche kernlosen Plasmafragmente frei im Gewebe. Ihre Kernlosigkeit wurde an Hand von Serienschnitten oftmals überprüft. Es erscheint somit die Vorstellung berechtigt, daß der allmählich zerfallende kernlose Plasmakörper zum Auf-

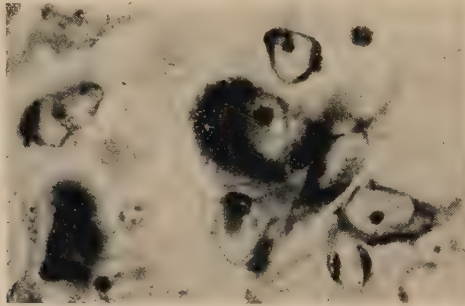


Abb. 11. N. supraopticus, Nissl. Ganglienzellgruppe kleiner („nackter Kerne“) und großer Ganglienzellen. Man beachte die Zellkerngröße. Vergr. 720 : 1.

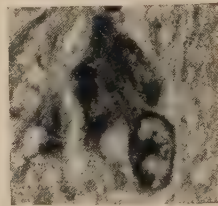


Abb. 12.
N. supraopticus, Hämatoxylin-Eosin.
Ein großer Plasmakomplex löst sich
von der Zelle. Der Zellkern ist nur
noch von einem schmalen Restplas-
masaum umgeben. Vergr. 720 : 1.

bau der neurosekretorischen Substanz benutzt wird. Der außerordentliche Gefäßreichtum dieser Gebiete weist auf die Möglichkeit eines beschleunigten Abtransportes hin. Das Kapillarnetz ist bekanntlich so eng, daß das abgestoßene Restplasma immer in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Gefäßen liegt. Daß auch die im Rahmen der normalen Abnutzung degenerierenden Ganglienzellen ein gleiches Schicksal erfahren, ist sehr wahrscheinlich. Die auf diese Weise entstehenden kernlosen Plasmakörper stellen jedoch nur einen Bruchteil der zur Beobachtung kommenden kernlosen Plasmamassen dar. In der Hauptsache handelt es sich um abgestoßene Teile von Ganglienzellen, die der Sekretbereitung

dienen. Wenn man hier den Sekretionsmodus epithelialer Drüsen zum Vergleich heranziehen darf, dann handelt es sich nicht, wie Hagen meint, um einen holokrinen, sondern eher um einen apokrinen Sekretionstyp. Durch die geschilderten Vorgänge läßt

Abb. 12.

N. paraopticus tuberis, Nissl. Ganglienzellgruppe mit kernlosen Plasmamassen. An der mit einem Pfeil bezeichneten Stelle löst sich, durch die Ausdehnung einer Vakuole bedingt, ein Plasmakörper ab. Vergr. 320:1.

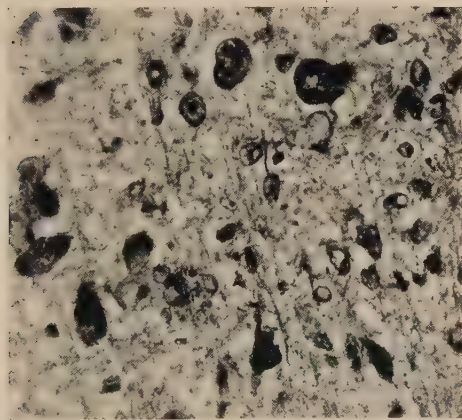
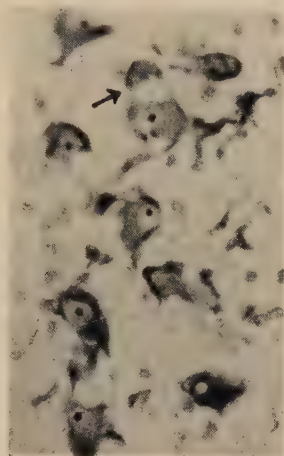


Abb. 14. N. supraopticus, Gomori. „Nackte Kerne“, kernlose Plasmamassen und Gliakerne. Regeneration der Ganglienzellen? Vergr. 320:1.

sich das Auftreten der verschiedenen Zellgrößen einschließlich sogenannter nackter Kerne ebenso leicht erklären wie das Vorhandensein zahlreicher kernloser Plasmafragmente. Die Vorstellung Hagens, es handele sich hier um Zelluntergänge großen Stils müßte eine immerhin bemerkbare Regeneration im Sinne

der Schaffung neuer Ganglienzellen nach sich ziehen. Der einzige Befund, der sich mit der Bildung von Ersatzzellen in Zusammenhang bringen läßt, ist die gelegentliche Beobachtung zweikerniger Ganglienzellen. An Hand solcher Einzelbefunde kann jedoch auf eine vermehrte Neubildung nicht geschlossen werden. Die holokrine Sekretion verlangt den Ersatz einer so großen Anzahl von Ganglienzellen, daß solche Bilder, wenn man sie überhaupt in diesem Sinne deuten darf, häufiger zur Beobachtung kommen müßten. Auf der Suche nach regenerativen Vorgängen ist daran zu denken, daß möglicherweise die Glia hier eine Rolle spielt, wie bereits weiter oben angedeutet. Es ist vorstellbar, daß in diesem auf ziemlich primitiver Entwicklungsstufe stehenden Abschnitt des Zentralnervensystems auch die Ganglienzellen noch nicht ihre endgültige Differenzierungshöhe erreicht haben, daß sich überhaupt diejenigen Zellen, die wir gemeinhin als Glia ansprechen, sich noch im Stadium von Matrixzellen befinden, also Neuroblasten sind. Bilder von Ganglienzellen der betreffenden Kerngebiete (als Beispiel sei hier der N. paraopticus tuberculi gewählt), die an die marginale Glia des basalen Tuber cinereum grenzen (Abb. 14), erinnern an ein Keimlager. Die meisten der Gliakerne der basalen Zone liegen zu zweien so dicht nebeneinander, daß man an einen abgelaufenen Zellteilungsvorgang denken könnte. Doch sind Mitosen wie wir sie z. B. im Hodenepithel sehen können, hier nicht zu finden. Es ist vorerst nicht möglich, solche Bilder im Sinne einer Regeneration und Vermehrung von Ganglienzellen zu deuten. Ich möchte mich jedoch Hagen anschließen und den von ihr zitierten Satz aus dem neuen Lehrbuch der Histologie von Stöhr jr. wiederholen, der über die Bedeutung der Glia sagt: „...daß die Glia beim Stoffwechsel und bei regenerativen Prozessen der nervösen Zentralsubstanz eine bedeutende Rolle zukommt, steht außer Zweifel.“ „Die vielfach behauptete Stütz- und Isolierfunktion der Glia hat noch niemand bewiesen.“ — Die durch den Abschnürungsvorgang von Plasmafragmenten entstehenden Plasmaverluste werden, soweit ich es an meinem Material beobachten konnte, durch die Restzelle selbst wieder ersetzt. Das Nebeneinander verschiedener Zellgrößen einschließlich sogenannter nackter Kerne läßt eine ständige Regeneration des abgestoßenen Plasmas durch die Restzelle wahrscheinlicher erscheinen, als einen Ersatz ständig in größerer Zahl

zugrundegehender Ganglienzellen. Ein solcher Vorgang ist dem Sekretionsmodus apokriner Drüsenzellen sehr ähnlich.

Entlang der Fortsätze und der Fasern des Tractus supraoptico-hypophyseus und paraventriculo-cinereus konnte Bargmann mit der Gomorimethode Ansammlungen von Substanzen in demselben schwarzblauen Ton anfärben, der sich auch an den Granula der Ganglienzellen erzielen ließ. Perlschnurartig reihen sich hier die zu einzelnen Tropfen verdichteten Substanzpartikel aneinander und begleiten die einzelnen Achsenzyylinder auf ihrem Weg zur Hypophyse. Aber auch ohne tropfige Verdichtungen findet man die Gomorigranula am Axon aufgereiht, so daß sich eine solche Nervenfaser dann schwarzblau aus den Bündeln des Tractus supraoptico-hypophyseus hervorhebt. Bargmann und Mitarbeiter entwickeln aus diesen Bildern die Transporthypothese. Sie sind der Ansicht, daß das in den Ganglienzellen der drei Kerne gebildete Neurosekret (merokriner Sekretionstyp) entlang der Achsenzyylinder der Nervenfasern zur Neurohypophyse gelangt und dort gespeichert und nach Bedarf durch die Blutgefäße des Nervenlappens abgeführt wird. Hild unterstützte diese Transporthypothese durch Experimente am Frosch. Er durchschnitt dabei den Hypophysenstiel und konnte feststellen, daß nach einiger Zeit der Nervenlappen an Sekret verarmte, während sich an den proximalen Stümpfen der Nervenfasern in der Nähe der Schnittfläche das Sekret verstärkt ansammelte. So eindrucksvoll die Versuchsergebnisse auch sind, so lassen sie doch auch eine andere Deutung zu, wie bereits dargelegt werden konnte. Anfärbungen von Substanzen mit Hilfe der Gomorimethode außerhalb der Ganglienzellen und entlang der Nervenfasern konnten beim Pferd ebenfalls erzielt werden. Doch sind die Befunde von Perlschnurfasern innerhalb der Kerngebiete recht selten. Gelegentlich gelingt es, eine gomoripositive Nervenfaser (Abb. 15 a) auch im Nachbarschnitt wiederzufinden. Imprägniert man diesen nach Bodian, dann erkennt man, daß die im Gomorischnitt blaue Faser, hier durch Silber schwarz imprägniert, anscheinend aus zwei dicht zusammenliegenden Einzelfäden besteht. Der schmale Raum zwischen den Fäden ist zwar homogen dunkel, jedoch nicht so schwarz, wie die Fäden selbst. In der Abb. 15 b ist im linken Abschnitt der Faser der Zwischenraum zwischen den Fäden gut zu erkennen. Beide Fäden werden in ihrem Verlauf von einem sehr fein granulierten Randschleier be-

gleitet, der parallel zu den Fäden in einer gewissen Entfernung von ihnen auf der Photographie noch eben zu erkennen ist.

Zum Teil im Zusammenhang mit solchen gomori-blauen Fasern, zum Teil aber auch isoliert im Gewebe liegend, finden sich beim Pferd, wie auch bei anderen untersuchten Tieren Plasmakom-

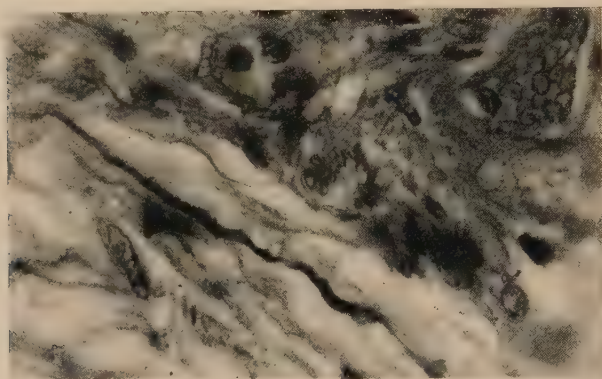


Abb. 15a. Infundibulum, Gomori. Gomori-positive Nervenfasern. Vergr. 720:1.

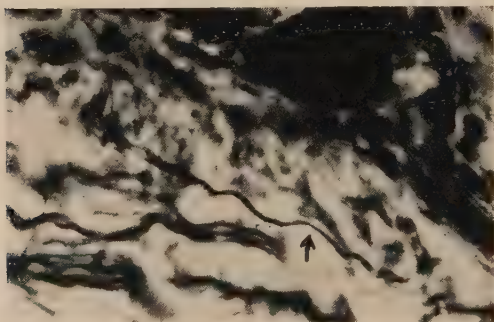


Abb. 15b. Dieselbe Faser (siehe Pfeil) aus dem benachbarten Bodian-Schnitt. Man beachte den fein granulierten Randschleier. Vergr. 720:1.

plexe, die sich in der gleichen stahlblauen Farbe mehr oder weniger kompakt anfärben (Abb. 16). Diese Plasmakörper wurden bereits von Herring im Hinterlappen tierischer Hypophysen beschrieben und werden seither als Herringkörper bezeichnet. Es erscheint ratsam, diese Bildungen im Zusammenhang zu be-

sprechen. Die Herringkörper liegen sowohl zwischen den Faser-massen der neurosekretorischen Bahn im Infundibulum, als auch in der Neurohypophyse. Es herrscht der Eindruck vor, als ob der größte Teil dieser Plasmakomplexe eine einheitliche Genese besitzt, die im folgenden dargelegt werden soll:

Herring unterscheidet in seinen Arbeiten zwei Formen solcher Körper: Die „granular bodies“ und die „colloid or hyalin bodies“. Beide Formen sind, wie der Autor glaubt, Produkte des Zwischenlappens. Während die „granular bodies“ umgewandelte Epithelien der Pars intermedia darstellen, hält er die „colloid or hyalin bodies“ für Sekretionsprodukte des Zwischenlappens, die sekundär in den Hinterlappen eingewandert sind. Romeis gibt in seinem Handbuchband über die

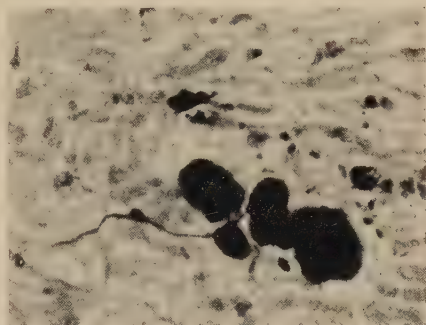


Abb. 16. Infundibulum, Gomori. Gomoripositive Nervenfasern mit Herring-Körpern. Vergr. 320:1.

Hypophyse einen ausführlichen historischen Überblick über die Bearbeitung dieses Gebietes, so daß an dieser Stelle davon Abstand genommen werden kann. Gersh und Tarr, die mit der Trocken-Gefrier-Paraffinmethode nach Altmann-Gersh gearbeitet haben, bezweifeln, daß es sich bei dem im Hinterlappen abgelagerten Kolloid um das Hinterlappenhormon oder um dessen Vorstufe handelt. Sie glauben, daß die hyalinen Körper Kunstprodukte sind und erst bei Anwendung der gebräuchlichen Fixierungsmethoden auftreten. Sie erblicken in diesen Körpern Reste einer Eiweißsubstanz, die im Leben das ganze Netzwerk der Glia des Hinterlappens durchtränkt. Auch Romeis kommt an Hand von lebensfrisch fixierten menschlichen Hypophysen zu ähnlichen Ergebnissen, die ich für das Pferd an Hand meiner Azan- und Masson-Präparate bestätigen kann. Doch machte Romeis darauf aufmerksam, daß offenbar eine Anzahl von Plasmakörpern nicht den von Gersh und Tarr angenommenen Fixierungsartefakten zugehörig sind. Er schreibt: „Hier und dort kommen auch in der frisch fixierten Neurohypophyse von Hingerichteten auch grobe hyaline Tropfen und Schollen vor, die, wie sich aus ihrem Aussehen (konzentrische Schichtbildung, Buckelform), ihren färberischen Eigenschaften (verschieden gefärbte durch Alterung bedingte Schichtung) und dem Verhalten ihrer Umgebung (Ausweichen von Nervenfasern) ergibt, nicht plötzlich bei der Fixierung durch Ausfällung, sondern nur in vivo allmählich durch Eindickung entstanden sein können.“ Er beschreibt drei verschiedene geartete Körper, die er x -, y - und z -Körper nennt. Während er die z -Körper als große, mit Flüssigkeit gefüllte Blasen beschreibt, die unter Umständen an gequollene Kerne erinnern, rechnet er die x - und y -Körper

einem Teil der „granular bodies“ Herrings zu und ist der Meinung, daß sie in vivo entstanden sind. Auch die granulären Anschwellungen der Pituicytenfaser reiht er unter die „granular bodies“ ein, während er die „hyalin bodies“ Herrings den homogenen Anschwellungen der Pituicytenfaser gleichsetzt. Aus diesen Befunden schließt er, „daß der Hinterlappen nicht lediglich eine passive, sekretableitende Rolle spielt, sondern einen aktiven, sekretorisch bedeutsamen Anteil der Hypophyse darstellt“. In letzter Zeit hat Wingstrand die Ergebnisse der Trocken-Gefrier-Methode von Gersh und Tarr überprüft. Er gelangt zu dem Ergebnis, daß die Autoren bei der Behandlung der Objekte mit Alkohol ohne Benutzung eines Fixierungsmittels die neurosekretorischen Substanzen herausgelöst haben. Wingstrand gelingt es mit Hilfe der Trocken-Gefrier-Methode und vorheriger Anwendung der Fixierung nach Bouin, die Herring-Körper zu erhalten. Er bezeichnet sie als vitale Strukturen.

Die Streitfrage, welche Rolle der Neurohypophyse für die Bereitstellung verschiedener Wirkstoffe zukommt, scheint bis heute noch nicht geklärt. Auch die Gomori-Methode hat trotz zahlreicher Erkenntnisse, die mit ihrer Hilfe gewonnen wurden, hier noch keine endgültige Klarheit schaffen können. Bargmann und Mitarbeiter, die sich dieser Methode beinahe ausschließlich bedienen, haben die Transporthypothese mit Scharrer und Palay entwickelt und mit Hilfe der Gomori-Methode und osmoregulatorischer Experimente an Versuchstieren (Ortmann, Ratte, Hild, Frosch) diese Hypothese zu stützen versucht. Sowohl Scharrer als auch Bargmann und Mitarbeiter sprechen der Neurohypophyse eine passive Rolle zu und betrachten sie als Ausscheidungsorgan für die Wirkstoffe Adiuritin, Vasopressin und Oxytoxin, die über die Faserverbindung hierher gelangen. Die sehr eindrucksvollen Bilder, die Bargmann z. B. seiner Arbeit über den Hund beigibt, lassen eine solche Deutung zunächst zu. Doch betonen Spatz, Nowakowski und Hagen, daß die Gomori-Methode an Gehirnschnitten anderer Tiere nicht immer dasselbe leistet, wie in den Arbeiten der Bargmannschen Schule beschrieben wird. So zitiert Hagen Spatz und Nowakowski, die ähnlich wie sie in den Ganglienzellen der entsprechenden Kerne nur wenige (Nowakowski) oder überhaupt keine (Spatz, Hagen) Gomorigranula finden konnten. Auch bezweifelt Hagen die Angaben Bargmanns über die Art und die Herkunft der Herring-Körper. Bargmann hält die Herring-Körper für sekrethaltige Auftreibungen gomoripositiver Nervenfasern, während Hagen vor allem die degenerierten Ganglienzellen und Fasern den Herring-Körpern zuordnet.

Wie bereits dargelegt, konnten in den Ganglienzellen der zur Rede stehenden Kerne des Zwischenhirns Gomorigranula nachgewiesen werden. Diese Gomorigranula wurden allerdings nur in wenigen Zellexemplaren so stark angehäuft vorgefunden, daß sie als gomoripositiv bezeichnet werden konnten. Weiterhin konnten, wenn auch in weit geringerem Maße als z. B. beim Hund

und bei der Katze, Perlschnurfasern und blaugefärbte Nervenfasern beobachtet werden. Um solche Fasern zu finden, mußten eine größere Anzahl von Schnitten durchmustert werden. Außer diesen nur in geringerer Zahl zur Beobachtung gekommenen gomoripositiven Elementen konnten in Gomoripräparaten im Infundibulum und in der Neurohypophyse eine große Zahl im Interstitium gelegener schwarzblauer Komplexe festgestellt werden, die Bargmann mit Herringkörpern identifiziert und für sekrethaltige Verdickungen der Nervenfasern hält. Auch ich möchte diese Bildungen für Herringkörper halten. Ich habe, um diese Frage für die Pferdehypophyse einer möglichst weitgehenden Klärung zuzuführen, meine Beobachtung an aufeinanderfolgenden Schnitten einer Serie angestellt, die sowohl nach der Azan-, als auch nach der Gomori-, der Bodian- und Massonschen Trichrommethode gefärbt waren. Gelegentlich wurden noch Hämatoxylin-Eosin- und v. Giesonschnitte zusätzlich ausgewählt. Auf diese Art und Weise konnte die Struktur der Herringkörper vielfach durch mehrere Schnitte hindurch an Hand verschiedener Färbungen beurteilt werden. Bevor ich auf die Morphologie dieser interstitiellen Substanzen eingehe, sei auf ihre Lage und ihre Beziehung zur Umgebung hingewiesen. Innerhalb der Kerngebiete sind sie nur vereinzelt zu finden, wenn man die abgeschnürten Plasmakomplexe der Ganglienzellen nicht zu den Herringkörpern rechnen will, was in der Literatur bisher nicht geschah. Sie finden sich zahlreich im Infundibulum und in der Neurohypophyse, an Stellen, an denen die Nervenfasern der sekretorischen Bahn enden. Dieses topische Verhalten erscheint mir bedeutsam für das Verständnis der Neurosekretion und soll deswegen besonders betont werden. Da innerhalb der Trichterwände die sekretorischen Nervenfasern die Zwischenzone der Trichterwände benutzen, um zur Hypophyse zu gelangen (in der peripheren Zone verlaufen andere Bahnen, wie noch darzulegen ist) und zahlreich innerhalb der zentralen Zone der Trichterwand endigen (s. S. 478), so finden sich innerhalb des Infundibulum auch hier die zur Rede stehenden Herringkörper (Abb. 28 u. 29). Ein großer Teil der Nervenfasern verläuft dabei bis zum Ependym und endet an und zwischen den Ependymzellen (Abb. 17). Sehr viele der im Infundibulum vorhandenen Herringkörper liegen unmittelbar am Ependym oder sogar zwischen den Ependymzellen, direkt am Ventrikelspalt des Recessus infundibuli. Im übrigen finden sie sich zahlreich im

Hinterlappen innerhalb der R o m e i s s e n Verdichtungszone und an der Grenze zum Zwischenlappen. Also immer dort, wo die Fasern der sekretorischen Bahnen enden. Die an Azanpräparaten erzielten Befunde werden noch markanter, wenn wir Gomori-schnitte betrachten. Wenn ich mich der Meinung B a r g m a n n s anschließe, daß der stahlblaue Farbton im Präparat das Vorhandensein einer neurosekretorischen Substanz ausdrückt, dann ist zu sagen, daß sich schon mittels Lupenbetrachtung die Verteilung recht gut beurteilen läßt: In den Kerngebieten wenig, im Tractus supraopticus hypophyseus bis zum Eintritt der Fasern

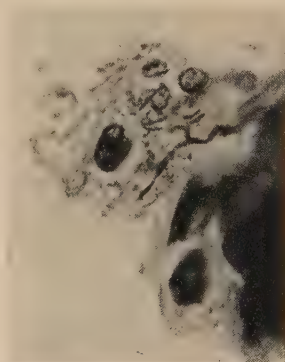


Abb. 17. Infundibulum, Bodian. Nerven-faserendigungen am Ependym. Vergr. 720:1.

in das Infundibulum so gut wie kein Gomoriblau, im Infundibulum dagegen zunehmende Befunde sowohl in Richtung Neurohypophyse, als auch in Richtung auf die zentrale Zone der Trichterwand und auf die Ependymgrenze hin. Die Neurohypophyse ist so stark von blauen Massen angereichert, daß sie schon makroskopisch durch ihren dunkelblauen Farbton aus der Umhüllung der Pars intermedia hervorsteht.

Um das morphologische Verhalten der Herringkörper zu studieren, habe ich erfahren, daß ein Vergleich eines Gomorischnittes mit dem nach B o d i a n imprägnierten Nachbarschnitt am ehesten zu verwertbaren Ergebnissen führt. Auf diese Art kann der zu untersuchende Herringkörper im Gomorischnitt aufgesucht und anschließend am Bodianschnitt studiert werden. Wie diese Untersuchungen ergaben, handelt es sich bei den Herringkörpern nicht um Querschnitte von Nervenfasern, oder um degenerierte Ganglienzellen, sondern um spezifische Einrichtungen der neuro-

sekreterischen Bahn bzw. der Faserenden. Um meine Befunde zu belegen sei eine Reihe von Abbildungen beigelegt, die vornehmlich aus dem Infundibulum und aus der Neurohypophyse stammen. Ich habe es für erforderlich gehalten, die Zahl der Abbildungen nicht zu klein zu wählen, um nicht den Verdacht aufkommen zu lassen, hier einzelne Sonderfälle zu demonstrieren. Bei einigen Abbildungen wurde zum Vergleich das Bild des benachbarten Gomorischnittes beigelegt. Von den aus dem Bereiche des Infundibulum entnommenen Bildern wurden vornehmlich diejenigen ausgewählt, die von der Ependymgrenze stammen, hier lassen sich an Hand von Bodianschnitten übersichtlichere Bilder gewinnen, als aus dem Fasergeflecht der neurosekreterischen Bahn, doch sollen auch die zwischen den Fasermassen dieser Bahn liegenden Herringkörper in einem Fall (Abb. 23 a) zur Darstellung kommen. Die Einteilung Herrings in „granular bodies“ und „hyalin bodies“ möchte ich beibehalten, wenn ich auch bezüglich der Herkunft dieser Gebilde anderer Meinung bin. Es hat sich doch im Laufe der Untersuchungen gezeigt, daß zwei Formen von Herringkörpern zu beobachten sind, die diesen Bezeichnungen entsprechen. An gegebener Stelle soll auf die Unterschiede hingewiesen werden.

Die Abb. 18 a zeigt bei stärkerer Vergrößerung einen Herringkörper (Gomorifärbung) am Ependym des Recessus infundibuli. Er ist bis auf einen helleren Ring um einen zentralen Kern tief blauschwarz gefärbt. In dem nach Bodian gefärbten Nachbarschnitt (Abb. 18 b) ist die äußere Form dieses Gebildes gut wieder zu erkennen. Die Bodianmethode läßt jedoch eine genauere Differenzierung der Baubestandteile zu. Die äußere Begrenzung des Körpers bildet hier eine Nervenfasern, die an zwei Stellen in den Körper eindringt. Zentral liegt ein dunkler Kern, der, wie stärkste Optik erkennen läßt, aus sehr dicht beieinanderliegenden Granula besteht. Zur Peripherie des Körpers hin verlieren sich die Granula immer mehr, so daß zwischen zentralem Kern und Faser-schlinge ein heller Hof sichtbar wird, in den in sehr lockerer Anordnung ebenfalls einige Granula festzustellen sind. In der Abbildung konnte der Verlauf der in den Körper eindringenden Nervenfasern aus optischen Gründen nicht so zur Darstellung kommen, wie sie beim Spiel mit der Mikrometerschraube am Mikroskop gesehen werden kann, doch sind bei den mit einem ∇ versehenen Stellen Teile der Fasern zu sehen. Es hat den An-

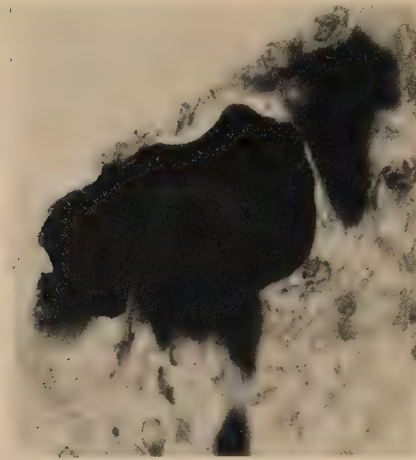


Abb. 18a. Infundibulum, Gomori. Ein Herring-Körper am Ependym. Ein kompakter blauer Ring umschließt eine schmalere, hellere Zone, inmitten derer ein granulierter „Kern“ zu sehen ist.
Vergr. 720 : 1.

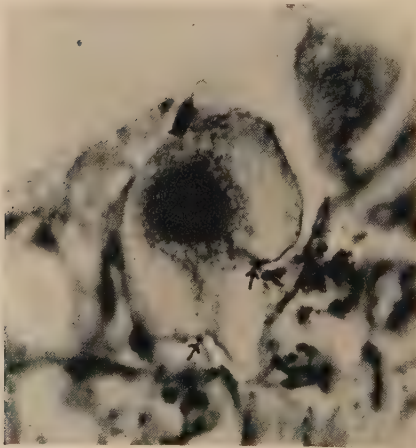


Abb. 18b. Dieselbe Stelle im Nachbarschnitt, Bodian. In einer Nervenfaserschlinge inmitten eines helleren Hofes ein granulierter Kern. An der mit einem Pfeil versehenen Stelle dringt die Nervenfaser in den Körper ein. Vergr. 720 : 1.

schein, daß die feinen Nervenfasern in ihrem Verlauf auf das Zentrum des Körpers hin granulär zerfallen. Der in Abb. 19a dargestellte Herringkörper (Gomoribild Abb. 19b) zeigt eine ähnliche Struktur. Langgestreckt liegt er wiederum am Ependym

des Recessus infundibuli und besteht aus einer Nervenfaserschlinge und einem stark granulierten Zentrum. Noch deutlicher als in der vorigen Abbildung ist hier der Zusammenhang der Nervenfasern mit dem Schlingenzentrum zu erkennen. Bei ↗ er-

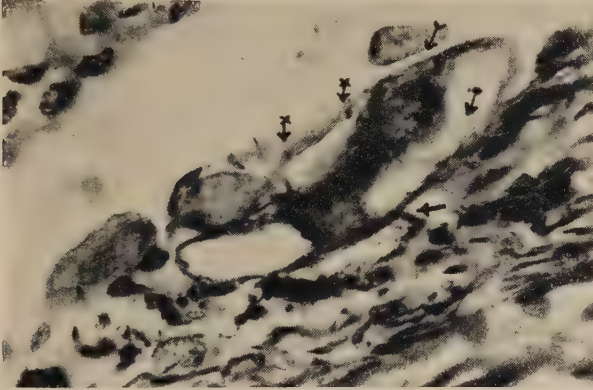


Abb. 19a. Infundibulum, Bodian. Am Ependym des Recessus infundibuli gelegener Herring-Körper Hinweiszeichen siehe Text. Vergr. 720 : 1.

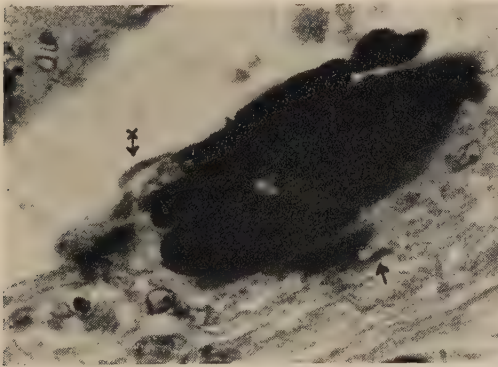


Abb. 19b. Dieselbe Stelle wie in Abb. 19a im Nachbarschnitt nach Gomori-Färbung. Vergr. 720 : 1.

kennt man den Stumpf der zuführenden Nervenfasern, die sich zu diesem eigentümlichen Gebilde aufwickelt. Die die Schlinge bildende Faser ist nirgends scharf konturiert. An verschiedenen Stellen zweigt sie kleinere Fäserchen (siehe ↗) in den hellen Raum des Herringkörpers ab. Hier und da (↗) ist der granuläre Zerfall der Faser deutlich zu sehen. Im Gomoribild (Abb. 19b) erscheint derselbe Herringkörper größer und ausgedehnter. Offenbar se-

zerniert die Nervenfaser nicht nur in den durch sie gebildeten hellen Schlingenhof, sondern auch allseitig nach außen hin. An der mit \times bezeichneten Stelle (s. auch Abb 19 a) wird das Sekret direkt in den Ventrikelspalt abgegeben. Eine Ependymbegrenzung ist hier nicht mehr festzustellen. Bei \nearrow ist in der Abb. 19 b wiederum der durch die Schnitfführung abgetrennte Faserstumpf zu sehen. Die in den beiden Abbildungen dargestellten Herringkörper sind Querschnitte solcher Körper, deswegen sind die zuführenden Fasern, wie auch die feinen Aufspießungen dieser Fasern, die die Wand des von ihnen gebildeten Hohlraumes zunächst über-

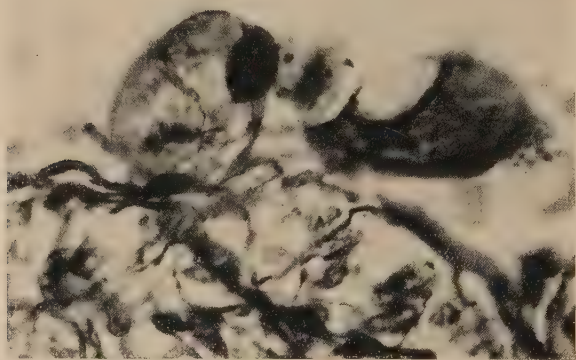


Abb. 20. Infundibulum, Bodian. Tangential angeschnittener Herring-Körper am Ependym. Der granulierte „Kern“ liegt hier exzentrisch. Man beachte die feinen Nervenfäserchen auf der Wand des Körpers.
Vergr. 720: 1.

ziehen, ehe sie in den Körper eindringen, nur in Bruchstücken zu sehen. Gelingt es einmal, einen tangential angeschnittenen Herringkörper zu finden, dann werden diese feinen Fäserchen deutlicher (Abb. 20). An diesem hier dargestellten Körper liegt der stark granulierte Kern exzentrisch. Die umgebende Faserschlinge ist nicht überall scharf einzustellen, doch sind hier ihre feinsten Verzweigungen, die über den Körper hinwegziehen, deutlich zu sehen. Wie außerordentlich dicht solche Herringkörper, die ich wegen ihres granulierten Zentrums auch granulierte Körper („granular bodies“ Herring) nennen möchte, gelegentlich am Ependym beieinanderliegen, soll die Abb. 21 zeigen. Hier ist dicht gepackt eine Sekretschlinge neben der anderen zu beobachten. Deutlich sind hier die umgebenden Faserschlingen, das

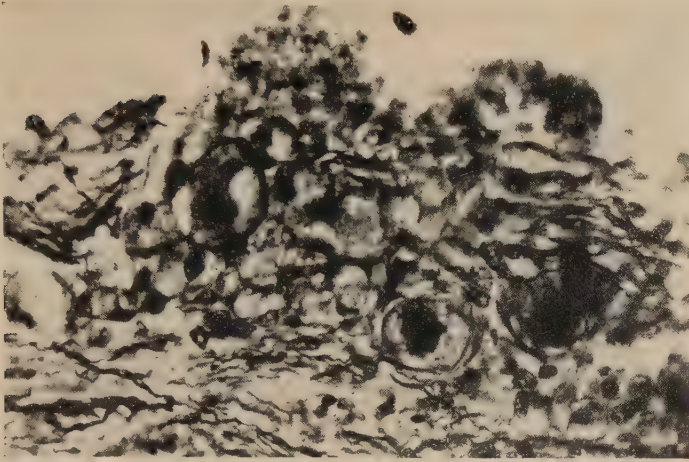


Abb. 21. Infundibulum, Bodian. Eine Gruppe von Herring-Körpern am Ependym. Am oberen Bildrand ergießt sich ein Sekretstrom in den Ventrikelspalt des Recessus infundibuli. Vergr. 320:1.

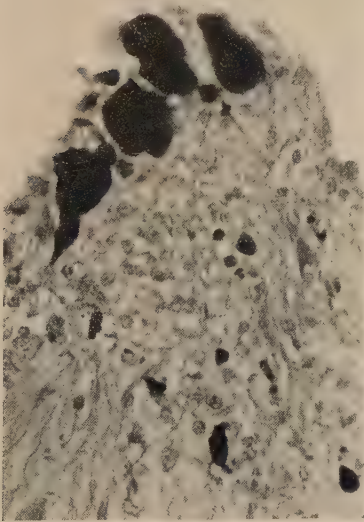


Abb. 22a. Infundibulum, Gomori. Herring-Körper am Ependym. Vergr. 320:1.

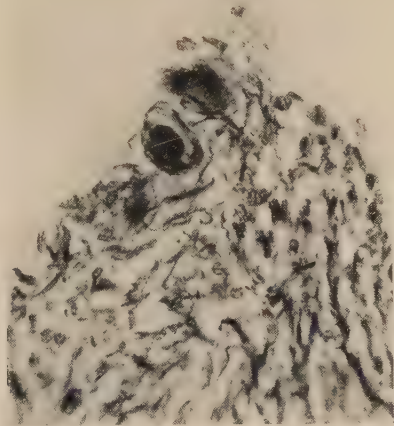


Abb. 22b. Dieselbe Stelle wie Abb. 22a im Nachbarschnitt (Bodian). Vergr. 320:1.

stark granulierte Zentrum und der hellere Hof zu erkennen. Am oberen Bildrand, der die Begrenzung des Recessus infundibuli darstellt, ergießt sich ein Sekretstrom in den Ventrikelspalt. Die Abb. 22a und 22b, ein Vergleich des Gomoribildes mit dem benachbarten Bodianbild, sollen in der Übersicht noch einmal einen

Eindruck von den unmittelbar am Ependym gelegenen Herringkörpern vermitteln. Die dieser Grenzfläche entnommenen Bilder sind übersichtlicher und eindrucksvoller als Bilder, die aus dem

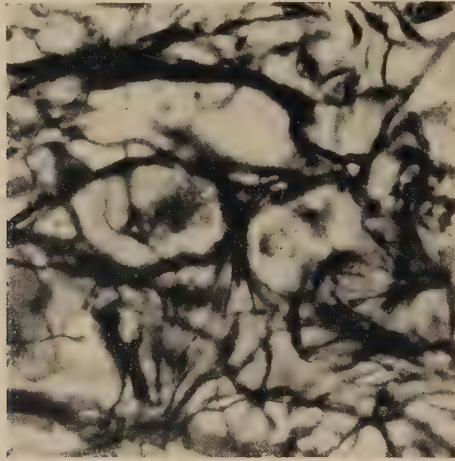


Abb. 23 a. Infundibulum, Bodian. Herring-Körper innerhalb des Nervenfasergeflechtes der zentralen Zone. Vergr. 720 : 1.

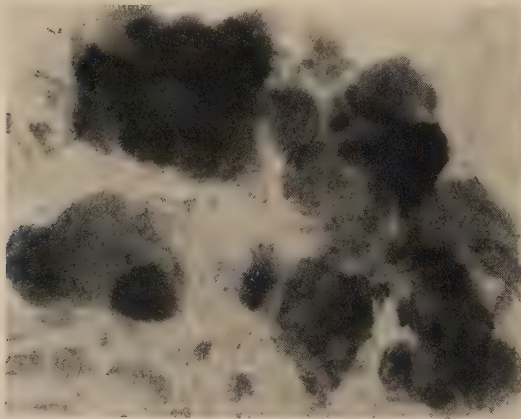


Abb. 23 b. Dieselbe Stelle wie in Abb. 23 a im Nachbarschnitt nach Gomori-Färbung. Vergr. 720 : 1.

Fasergeflecht der neurosekretorischen Bahn in der Tiefe der Trichterwand stammen. Daß es sich aber hier um ähnlich gebaute Herringkörper handelt, um „granular bodies“, sollen die Abb. 23 a und 23 b zeigen. Auch hier Faserschlingen, die ein stark granuliertes Zentrum und einen helleren Hof umgeben, in denen

die Granula weniger dicht liegen. Auch hier ziehen einzelne feinere Fäden in das Zentrum hinein, deren granulärer Zerfall mit Hilfe stärkster Optik festzustellen ist.

Bei den bisher beschriebenen Herringkörpern handelt es sich um sogenannte granulierten Körper. Auch in ihrem kompakteren Zentrum sind die sehr dicht liegenden Granula immer noch als solche zu erkennen. Ausschließlich in der Neurohypophyse finden sich noch andere Körper, deren Zentrum anscheinend aus einer vollkommen homogenen Substanz besteht (Abb. 24). Dieses homogene Zentrum wird ebenfalls von einem helleren Hof um-

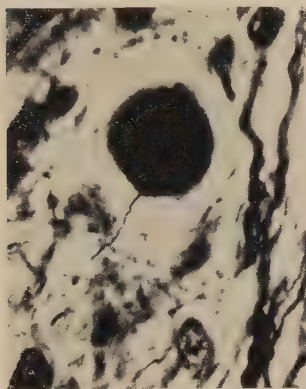


Abb. 24. Neurohypophyse, Bodian. Herring-Körper („hyalin body“) mit feiner Nervenfasern. Vergr. 720:1.



Abb. 25. Neurohypophyse, Bodian. Ein lang gestreckter Körper an der Grenze von Pars intermedia und Nervenlappen. Vergr. 720:1.

geben, in dem verstreut einige Granula anzutreffen sind. In der Regel steht dieses Zentrum mit einer Nervenfasern in Verbindung. Im Gomoripräparat sind diese Körper so stark angefärbt, daß sie fast schwarz erscheinen. Eine besondere Struktur, wie eine sie umgebende Faserschlinge sind nicht zu erkennen. Sie entsprechen wohl den „hyalin bodies“ Herring's. Neben den runden homogenen Körpern finden sich innerhalb der Hypophyse noch langgestreckte homogene Gebilde. Letztere liegen vorzugsweise an der Grenze von Nervenlappen und Pars intermedia (Abb. 25). Sie sind aber auch gelegentlich in der Mitte des Nervenlappens zu finden. Sie lassen in der Regel einen hellen zirkulären Hof vermissen. Ich möchte sie nur bedingt unter die Herringkörper ein-

reihen. Zum Teil handelt es sich bei diesen Bildern um Anschwellungen der Petuicytenfasern, zum Teil aber auch um Ansammlungen eines gomorinegativen Kolloids, das in der Neurohypophyse in mehr oder weniger großen, scharf umrissenen und fein gekörnten Ansammlungen zu finden ist. Im Gomoripräparat (Abb. 26 a) färben sich diese Ansammlungen hellrosa, im Bodianpräparat (Abb. 26 b) schwarz an.

Bei den granulierten Körpern handelt es sich sehr wahrscheinlich um Bildungen, die mit den x- und y-Körpern von Romeis

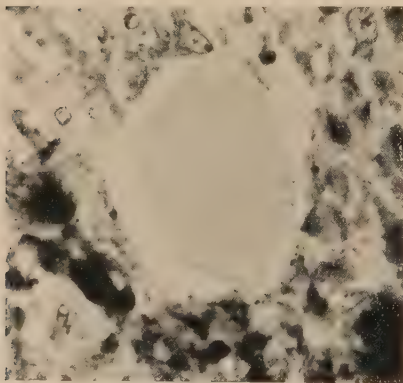


Abb. 26 a

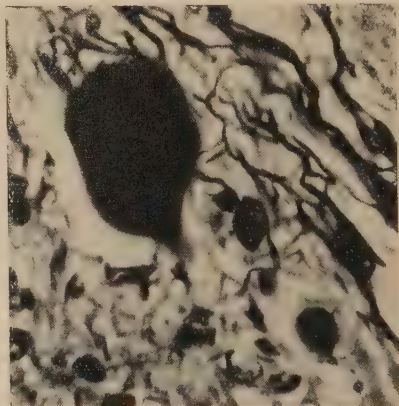


Abb. 26 b

Abb. 26 a. Neurohypophyse, Gomori. Ein hyaliner, gomorinegativer Körper aus dem Nervenlappen. Man beachte die dunklen schwarzblauen gomoripositiven Massen in der Umgebung des Körpers.

Der Körper selbst ist zart rosa gefärbt. Vergr. 720 : 1.

Abb. 26 b. Derselbe Körper aus dem nach Bodian imprägnierten Nachbarschnitt. Vergr. 720 : 1.

identisch sind. Diejenigen Strukturen, die einen verdichteten Kern aufweisen, sind, wie auch Masson- und Azanpräparate zeigen, den y-Körpern gleichzusetzen. Ist solch ein verdichtetes Zentrum noch nicht vorhanden, handelt es sich wohl um die x-Körper von Romeis. Unterschiede zwischen beiden bestehen sicherlich nur in der Alterung des hier liegenden Sekretes.

Beim Studium der Sekretionsvorgänge fällt (vor allem an Gomoripräparaten) die Anreicherung des Sekretes am Ependymbelag der Trichterwandung auf. Die meisten Abbildungen der Herringkörper wurden dieser Region entnommen. Nicht selten sieht man ganze Wolken von Neurosekret in die Trichteröffnung entweichen (Abb. 21). Dieser Übergang des Neurosekrets in die Ventrikelflüssigkeit wurde von Collin beobachtet und Hydrencephalo-

crinie genannt. Collin nimmt an, daß das in den hypothalamischen Kernen gefundene Kolloid aus dem Hinterlappen stammt. Für diesen zentripetalen Stofftransport auf dem Liquorwege spricht sich auch Spatz aus. Seine Mitarbeiter Nowakowski und Christ konnten bei der Katze und auch beim Menschen zeigen, daß im Bereich des Recessus infundibuli und des unteren Abschnittes des III. Ventrikels die innere Gliafaserdeckschicht der Hirnwand fehlt, die sonst den III. Ventrikel gegen Thalamus und Hypothalamus abdichtet. Spatz ist der Meinung, daß hier ein Stofftransport zwischen dem Liquor und der nervösen Substanz stattfindet. Auch beim Pferd wurde im Bereich des Recessus infundibuli und an der Stelle, an der der N. infundibularis an den Ventrikel grenzt, mit Hilfe der Holzer-Methode (Abb. 41) ein Fehlen der Gliadeckschicht beobachtet. Die von Nowakowski bei der Katze beschriebene eigentümliche Abflachung der Ependymzellen, als auch deren aufgelockerte Ordnung, ist beim Pferd ebenfalls festzustellen, so daß auch für den Pferdehypothalamus der humoral-zentripetale Weg angenommen werden kann. Über die Möglichkeit einer Hämoneurocrinie, eines Stofftransportes, der sich der Gefäße des Infundibulum und der Hypophysenpfortadern bedient, soll an anderer Stelle gesprochen werden. Es seien jedoch die engen Lagebeziehungen zwischen den gomoripositiven Substanzen und den Blutgefäßen innerhalb der Trichterwand schon an dieser Stelle hervorgehoben.

Die vorwiegend in der zentralen Zone des Infundibulum liegenden gomoripositiven Substanzen werden in der Literatur heute allgemein als Herring-Körper bezeichnet. Abweichend von der im vorhergehenden geschilderten Herkunft der Herring-Körper hält Bargmann diese, wie bereits erwähnt, für „Teilansichten von Nervenfasern, in deren Randzone ein granuläres Produkt angereichert ist“. Ich kann mich auf Grund der dargelegten Befunde an Bodian-Präparaten dieser Meinung nicht anschließen. Von Querschnitten aufgetriebener Fasern ist in Bodian-Präparaten nichts zu sehen. Auch müßten gelegentlich Längsschnitte solcher Fasern zur Beobachtung kommen, sie werden ebenfalls vermißt. Es handelt sich hier im Infundibulum doch wohl um Bildungen, die durch die Abgabe des Neurosekrets am Faserende geschaffen werden. Die Herring-Körper sind daher spezifische Elemente des neurosekretorischen Systems. Auch glaube ich nicht, daß es sich hier um eingewanderte und degenerierte basophile Zellen aus der Pars intermedia handelt. Eine basophile Migration konnte ich an den von mir untersuchten Pferdmaterial kaum feststellen, so daß eine solche, wenn sie überhaupt vorhanden, an der Bildung der zahlreichen Herring-Körper unmaßgeblich beteiligt ist. Hagen hält die Herring-Körper für Ganglien-

zellen. Sie nimmt an, daß aus den Gebieten des N. supraopticus und N. paraventricularis „Ganglienzellen unter fortwährender Umgestaltung ihres Plasmas, Verlust ihrer Fortsätze und Kerne und unter einer zeitweiligen Abänderung ihres färberischen Verhaltens in den Hypophysenstiel und weiter in den Hinterlappen gelangen, um dort einer besonderen Aufgabe gerecht zu werden“. Ich habe an der Pferdehypophyse keinerlei Anhaltspunkte für diese Ansicht von Hagen finden können. Ich habe mich immer wieder bemüht, Ganglienzellen des N. supraopticus und N. paraventricularis im Stiel und in der Hypophyse zu finden, aber mit negativem Erfolg. Außer den kleinen Ganglienzellen des N. infundibularis an der Verzahnungsstelle des Kernes mit dem Infundibulum habe ich keine Ganglienzellen in den genannten Abschnitten der Neurohypophyse finden können. Es sei denn, daß die „zeitweilige Abänderung ihres färberischen Verhaltens“ und die „fortwährende Umgestaltung ihres Plasmas“ soweit geht, daß sie als solche nicht mehr zu erkennen sind. Anderenfalls sind doch gerade die Formen dieser neurosekretorisch tätigen Zellen so charakteristisch, daß man sie bei längerem Suchen in Nissl- oder Bodianpräparaten finden müßte. Die im Vergleich mit Gomoripräparaten untersuchten Bodianschnitte lassen eine Deutung der Herringkörper als Ganglienzellen in der Regel auch gar nicht zu, wie die beigegebenen Abbildungen beweisen. Kernreste habe ich in diesen Gebilden nirgends gefunden. Ich kann mir auch nicht vorstellen, wie diese, ihrer wichtigsten Organellen beraubten Zellen von den Kerngebieten bis in die Hypophyse gelangen sollen. Diese Ganglienzellreste müßten eine unwahrscheinlich große amöboide Beweglichkeit besitzen, um das Fasergewirr von Nervenfasern und Glianetzen zu passieren, eine Eigenschaft, die ihnen bislang meines Wissens nicht zukommt. Eine andere Möglichkeit wäre das Vorkommen normaler Ganglienzellen in den verschiedenen Abschnitten der Neurohypophyse. Ich will die Befunde einzelner Autoren, hier Ganglienzellen gesehen zu haben, nicht in Abrede stellen. Romeis widmet in seinem Handbuch diesen Befunden einen Abschnitt und kommt zu dem Ergebnis, daß der Hinterlappen der menschlichen Hypophyse normalerweise frei von Ganglienzellen ist. Es müßte eine überaus große Zahl von Ganglienzellen vorhanden sein, wenn sie, in immer folgenden Schüben (Degenerationshypothese — Hagen) den physiologischen Verschleiß (Bildung von Herringkörpern) decken sollten. Eine Entstehung von Ganglienzellen in loco durch Umwandlung von Pituicyten ist bisher von niemandem bewiesen worden. Die Größe der Herringkörper in der Neurohypophyse des Pferdes spricht schon gegen die Ganglienzellenhypothese, wie auch gegen die Annahme, es handele sich gar um Nervenfaserschnitte. Man vergleiche doch in maßstabgleichen Abbildungen Zellkern und Zellen z. B. des N. supraopticus mit diesen Bildungen. Es müßte eine unvorstellbar starke Quellung des Ganglienzellrestes vorausgegangen sein, wenn eine solche Zelle die Matrix für diese Gebilde abgeben würde. Daß allerdings Herringkörper große Ähnlichkeit mit Ganglienzellen aufweisen können, soll die Abb. 27 aus der Neurohypophyse zeigen. Doch sprechen auch bei diesem Be-

fund die Größe des Objektes, sowie die Analyse seiner Bestandteile gegen die Annahme, es handele sich um eine „umgewandelte“ Ganglienzelle. So täuschend ähnlich auf den ersten Blick das zentral gelegene Gebilde einem Kern sein mag, sogar ein großer gequollener Nucleolus ließe sich beschreiben, so liegt doch hier nichts anderes vor, als eine zentrale Verdichtung der Granula, wie bei andern Heringkörpern auch. Lediglich die hier eigentümliche Anordnung der Granula ahmt die Gestalt eines Zellkernes täuschend nach.

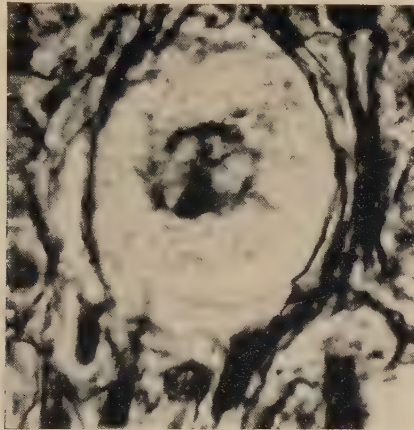


Abb. 27. Neurohypophyse, Bodian. Ein Herring-Körper aus dem Nervenfasergeflecht der Neurohypophyse. Man beachte die große Ähnlichkeit mit einer Ganglienzelle. Vergr. 720:1.

Die neurosekretorische Bahn

Die von den Nuclei supraopticus und paraventricularis kommenden Faserzüge sammeln sich zu Bündeln, die über das Infundibulum zur Hypophyse gelangen. Nachdem schon Ramon y Cajal (1894) einen Faserzug erwähnt, der von einer grauen Masse hinter dem Chiasma kommend der Hypophyse zustrebt, beschreiben Greving und gleichzeitig auch Pines im Jahre 1925 diese Faserverbindungen ausführlicher. Greving nannte die vom N. supraopticus kommende Bahn Tractus supraoptico-hypophyseus und die dem ventromedialen Teil des N. supraopticus zustrebenden Fasern des N. paraventricularis Tractus paraventricularis-cinereus. Diese beiden Bahnen sind im Schrifttum der letzten Jahre so oft besprochen, daß es sich erübrigt, Einzelheiten ihres Verlaufes auszuführen. Es scheint jedoch notwendig, über den Verlauf der Nervenfasern im Infundibulum des

Pferdes einiges auszusagen, da hier nach Nowakowski und Christ Unterschiede zwischen den einzelnen untersuchten Arten bestehen. Die im Infundibulum verlaufenden Fasern kommen, wie heute bekannt ist, nicht allein vom N. supraopticus und N. paraventricularis, sondern auch von den kleinzelligen Kernen des medialen Feldes. Romeis, der Darstellung von Laruelle folgend, nennt in seinem Handbuch außer den bereits genannten, den Tractus tuberohypophyseus und den Tractus hypothalamohypophyseus (Collin). Besonders die letzte Bahn dürfte für die Frage der Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse eine wichtige Rolle spielen, die der Bedeutung des Tractus supraopticohypophyseus in nichts nachsteht. Diese Bahn faßt die Fasern der kleinzelligen Kerne des medialen Feldes zusammen, das von Collin noch als die „Substance grise centrale“ bezeichnet wird. Durch die Arbeiten der Spatzschen Schule, wie auch durch die verschiedenen amerikanischen Autoren, ist dieses zentrale Höhlengrau mit Hilfe cytoarchitektonischer Methoden in einzelne Kernareale aufgeteilt worden. Vor allem der Hauptkern des Tuber cinereum und der N. infundibularis sind Kernareale, deren Fasern Hypophyse und Hypothalamus verknüpfen. Dabei kommt dem N. infundibularis wegen seiner unmittelbaren Nachbarschaft zur Hypophyse eine besondere Bedeutung zu. Die Nervenfasern dieser Kerne sind von denen der großzelligen neurosekretorischen Zellgruppe streng zu trennen. Wie die Gomorimethode zeigt, sind Anfärbungen dieser Fasern mit dem Chrom-Hämatoxylin-Phloxingemisch nicht möglich. Die Gesamtmasse dieser Fasern wird daher auch als gomorinegatives System zum Unterschied zu den gomoripositiven Fasern der neurosekretorischen Bahnen bezeichnet. Die Fasern beider Systeme sind in der Wand des Infundibulum zu finden. Nowakowski konnte bei der Katze beide Faserzüge deutlich voneinander trennen. Er teilte die Trichterwand in eine kernreiche zentrale und eine kernarme periphere Zone ein und findet, daß die dicken Faserbündel des gomoripositiven Systems entlang der inneren Trichterwand bis an die Ependymbegrenzung des Recessus infundibuli heran verlaufen, also die zentrale Zone besetzt halten, während in der peripheren Zone die feinen Fasern des gomorinegativen Systems zu beobachten sind. Der Autor belegt diese Befunde mit eindeutigen und klaren Abbildungen. Diese Unterteilung der Trichterwand durch die beiden Systeme konnte Christ beim Menschen nicht treffen. Es wechseln dort

vielmehr gefäßarme Gebiete mit parallellaufenden Nervenfasern und gefäßreiche mit perivaskulären Geflechten ab. Auch beim Pferd ist die Struktur der Trichterwand eine andere, wie bei der Katze und kann eher mit den Verhältnissen beim Menschen verglichen werden. Folgen wir zunächst dem Verlauf der Fasern des gomoripositiven Systems. Das Verhalten der feinen Faserzüge und Geflechte des gomorinegativen Systems soll in einem eigenen Abschnitt behandelt werden.

In Höhe der Sulcus infundibularis treten die Fasermassen des Tractus supraoptico-hypophyseus in die Trichterwand ein. Ihnen beigemischt sind hypophysenwärts ziehende Fasern des N. paraventricularis und des N. paraopticus tubercis. Da der letztgenannte Kern unmittelbar ventral von den Faserzügen des Tractus supraoptico-hypophyseus in der Basis des Tuber cinereum liegt, (er stellt einen Teil des neurosekretorischen Systems dar) ziehen auch seine Fasern mit diesem zur Hypophyse. In der Abbildung 28 ist ein Sagittalschnitt der ventralen Trichterwand dargestellt. Bei X ist der Eintritt des neurosekretorischen Faserbündels in den Trichter gut zu erkennen. In Gegensatz zu Nowakowskis Befunden an der Katze verlaufen die Fasermassen nun nicht parallel gebündelt hypophysenwärts sondern divergieren. Ein nicht unbeträchtlicher Teil der Fasern wendet sich der Ependymgrenze zu und endet hier. Ein anderer Teil hält die Mitte der Trichterwand in einem breiten Streifen besetzt. Die Struktur dieses mittleren Abschnittes ist der des Hinterlappens ähnlich. Perivaskuläre Faserschlingen der Bahn bilden hier ähnliche Verdichtungszonen (Romeis), wie im Hinterlappen. Ein paralleler Verlauf einzelner Fasern in diesem Abschnitt ist bei Übersichtsvergrößerungen, wie sie die Abbildung 28 darstellt, kaum zu erkennen. Offenbar erschöpft sich hier ein großer Prozentsatz der Fasern unter Bildung von perivaskulären Geflechten. Die zum Nervenlappen der Hypophyse durchziehenden Fasern finden sich hingegen vorwiegend in der Zwischenzone der Trichterwand. Hier liegen, wie die Abbildung zeigt (Z. W.) stärkere Bündel paralleler Fasern nebeneinander. Unmittelbar an der Kontaktfläche von Infundibulum und Pars infundibularis der Adenohypophyse hingegen ziehen feine Faserzüge, die auf der Höhe des Sulcus infundibularis (in der Abbildung bei ht) noch deutlich als Faserbündel erkennbar sind, sich aber distalwärts bald ganz verlieren. Dieses Faserbündel stellt das gomorinegative System der



Abb. 28. Übersicht über die ventrale Wand des Infundibulum und ihrer Aufgliederung in vier verschiedene Zonen, Bodian. *IZ* = innere Zone, *ZZ* = zentrale Zone, *ZW* = Zwischenzone, *PZ* = periphere Zone. Bei *X* tritt der Tr. supraoptico-hypophyseus in das Infundibulum ein. Bei *ht* ist das Nervenfaserbündel des gomorinegativen Systems zu sehen. *Si* = Sulcus infundibularis, *Ad* = Pars infundibularis der Adenohypophyse. Vergr. 43:1.

Faserbahnen dar. Seine feinen, zarten, hier marklosen Fasern enden in besonderer Weise an der Kontaktfläche, wie in dem Abschnitt über dieses System noch darzulegen ist. Die Abbildung 29, die von einem nach Gomori gefärbten Nachbarschnitt derselben Serie angefertigt wurde, läßt die Verteilung der Gomorisubstanzen innerhalb des neurosekretorischen Systems gut erkennen. Diese Substanzen liegen in einer größeren Dichte an den Stellen, an denen hier im Infundibulum Nervenfasern der sekretorischen Bahn enden. Nämlich, wie oben an Hand des Bodian-schnittes bereits aufgezeigt, am Ependym und im Bereich der zentralen Zone (*ZZ*) der Trichterwand, an den perivaskulären Faserflechten. Im Bereich des durchziehenden Tractus supraoptico-hypophyseus sind Gomorisubstanzen sehr selten zu finden. Die periphere Zone (*PZ*) hingegen, der Gewebstreifen unmittelbar an der Kontaktfläche ist völlig gomorifrei. Hier liegt, wie erwähnt, das gomorinegative System der feinen Fasern aus den Kernen des kleinzelligen medialen Feldes. Somit kann am In-

fundibulum des Pferdes eine Aufteilung der Wandung in folgenden Zonen vorgenommen werden:

Eine innere Zone (IZ)

am Ependym

Eine zentrale Zone (ZZ)

die Mitte der Trichterwand mit perivaskulären Geflechten.

Eine Zwischenzone (ZW)

für die durchziehenden Bündel des Tr. supraoptico-hyp.

Eine periphere Zone (PZ)

für das gomorinegative System.

Die Endigungen der Fasern in der inneren Zone (IZ) wurde bei der Besprechung der Herringkörper bereits beschrieben. Als Beispiel einer solchen Endigung sei auf die Abbildung 17, sowie auf die Abbildungen der Herringkörper nochmals verwiesen. Auch sei an dieser Stelle an die Sekretabgabe an den Liquor, an die Hydrencephalocrinie (Collin) erinnert. Die Abbildung 30 zeigt eine gomoripositive Faser, deren Ende (Herringkörper) eben unterhalb des Ependyms liegt. Die Abbildung 31 stammt aus dem Grenzgebiet von zentraler Zone und Zwischenzone. Zweck der Abbil-

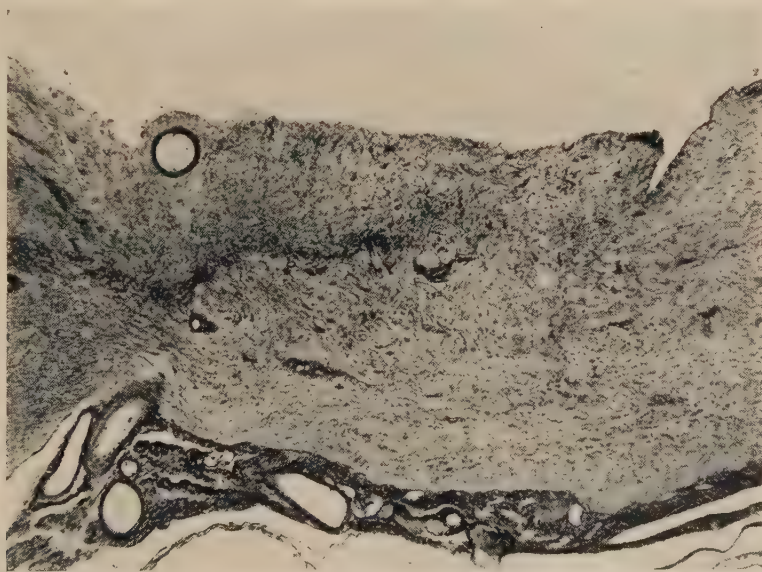


Abb. 29. Die Ventralwand des Infundibulum (Nachbarschnitt des in Abb. 28 dargestellten Schnittes) nach Gomori-Färbung. Man beachte die Verteilung der Gomori-Substanz innerhalb der Trichterwand. Vergr. 43:1.

derung ist, die Darstellung von Faserendigungen an einem tangential angeschnittenen Infundibulargefäß. Über die Form von Faserenden soll später im Zusammenhang mit der Besprechung des Nervenlappens etwas ausgesagt werden. Im übrigen sieht man, besonders im unteren Bildabschnitt, grobe Faserbündel distalwärts zur Hypophyse ziehen. Die Abbildung 23a zeigt Sekretbildungsstätten innerhalb des Fasergeflechtes der zentralen Zone. Die Angioarchitektonik des Infundibulum fügt sich, wie noch darzulegen ist, in diese durch den Faserverlauf bedingte Struktur der Trichterwand sinnvoll ein.

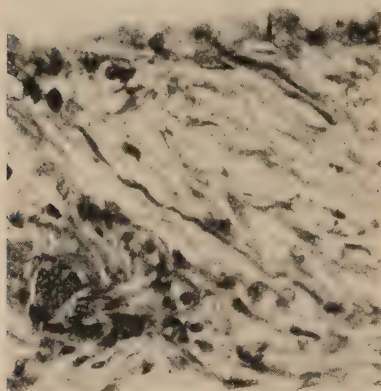


Abb. 30

Abb. 30. Infundibulum, Gomori. Eine gomori-positive Nervenfaser mit einem Herring-Körper an ihrem Ende unterhalb des Ependym. Vergr. 320:1.

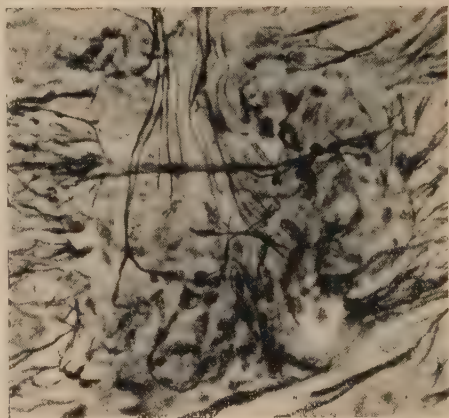


Abb. 31

Abb. 31. Infundibulum, Bodian. Nervenfaser mit Endigungen am Scheitel eines Exhaustergefäßes an der Grenze von zentraler Zone und Zwischenzone. Im unteren Bildabschnitt sieht man die Faserzüge des Tr. supraoptico-hypophyseus hypophysenwärts ziehen. Vergr. 320:1.

Markhaltige Faserverbindungen

Im Gegensatz zu den meisten bisher untersuchten Arten sind die Fasern des Tractus supraoptico-hypophyseus von Markscheiden umgeben. Diese beginnen bereits im Gebiet des N. supraopticus und sind bis in das Infundibulum hinein zu verfolgen (Abb. 32). Kurz nach dem Eintreten in das Infundibulum, auf der Höhe des Sulcus infundibularis kommt es zu einer Teilung der eintretenden Bündel. Ein Teil der Fasern verliert hier allmählich die Markscheiden (Abb. 32) und zieht dann marklos durch die Zwischenzone (ZZ) weiter zur Neurohypophyse. Ein anderer Teil

behält die Markscheiden bei. Dieses Bündel zieht unter dauernder Abgabe von Fasern bis an das Ependym. Es durchsetzt in seinem Verlauf die zentrale Zone des Infundibulum unter vielfacher Schlingenbildung um die Infundibulargefäße (s. auch Abb. 28). Die von diesem Bündel abzweigenden Fasern verlaufen unter vielfacher Aufzweigung in der inneren Zone ebenfalls bis zum

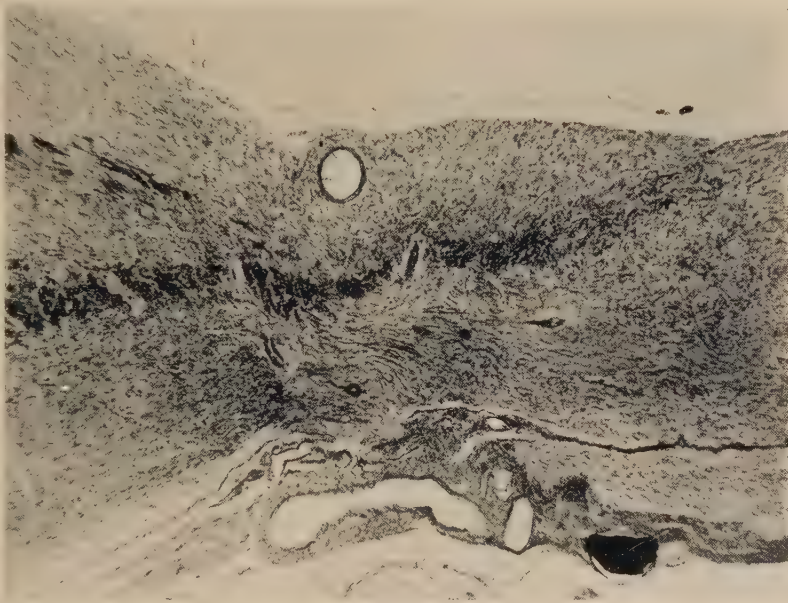


Abb. 32. Infundibulum, Übersicht, Markscheidenfärbung nach Bacsich. Man erkennt den markhaltigen Tr. supraoptico-hypophyseus. Aus der Abbildung wird deutlich, daß die gegen das Ependym zulaufenden Fasern ihre Markscheide länger bewahren als diejenigen, die innerhalb der Zwischenzone zur Neurohypophyse distalwärts ziehen. Vergr. 43 : 1.

Ependym und enden hier. Diese Fasern sind marklos und außerordentlich fein. Auf diese Weise entsteht innerhalb der inneren Zone (IZ) ein außerordentlich feiner Faserplexus. Freie Endigungen dieser Fasern sind zahlreich zwischen den Ependymzellen zu finden (Abb. 17). Zum Teil bilden diese Fasern die Herringkörper, die, wie erwähnt, in großer Zahl in der inneren Zone und am Ependym auftreten (Abb. 24). Es kann daran gedacht werden, daß dieser feine Faserplexus am Ependym ähnliche rezeptorische Eigenschaften besitzt, wie der noch zu schildernde Plexus des gomorinegativen Systems innerhalb der peripheren Zone. Am Ependym handelt es sich doch um eine Grenzfläche zwischen der

nervösen Substanz und dem Liquor des Recessus infundibuli. Ein Stoffaustausch zwischen dem Liquor und der nervösen Substanz ist hier nicht durch eine innere Gliafaserdeckschicht behindert. Sie fehlt im gesamten Bereich des Recessus infundibuli, wie noch darzulegen ist. Die Stoffabgabe an den Liquor dürfte nach Befunden an Gomoripräparaten und nach dem Vorhandensein zahlreicher Herringkörper (Abb. 21) als gesichert gelten. Es liegt der Gedanke nahe, einem Teil der freien Nervenenden am Ependym und dem feinen Faserplexus der inneren Zone ebenfalls chemorezeptorische Eigenschaften zuzuerkennen. Bezüglich der Dichte dieses Plexus sind die Befunde von Gomorisubstanz in der inneren Zone doch nicht so groß als daß dieses enge Faser-netz sich allein in sekretorischen Aufgaben erschöpfen würde. Im Vergleich mit dem Nervenlappen liegt hier wesentlich weniger Gomorisubstanz. Vielleicht sind die nervösen Strukturen dieser Grenzfläche in der Lage, Gehalt und Zusammensetzung der neurohypophysären Sekretion zu überprüfen, wie es an der Kontaktfläche und den Spezialgefäßen nach Spatz und Mitarbeitern für die adenoypophysären Hormone geschieht. Das Vorhandensein eines eigenen, länger seine Markscheiden bewahrenden Bündels, könnte diese Annahme unterstützen.

Das in der Höhe des Sulcus infundibularis in die Trichterwand eintretende markhaltige Faserbündel besteht, wie Markscheidenpräparate zeigen, nicht allein aus Fasern, die vom N. supraopticus kommen, es gesellen sich hier noch weitere markhaltige Nervenfaserbündel den infundibulären Nervenfasern bei. Der von Greving beschriebene Tractus paraventricularis-cinereus konnte allerdings in Markscheidenpräparaten nicht erkannt werden. Verbindungen zwischen dem N. paraventricularis und dem Tractus supraoptico-hypophyseus sind in Bodianpräparaten jedoch festzustellen, so daß dieses von Greving untersuchte Bündel auch beim Pferd seine Bahn zur Hypophyse mit dem Tractus supraoptico-hypophyseus fortsetzen dürfte, wie es Laruelle beschrieben hat. Der Autor teilt jedoch diesen Faserzug in ein äußeres und ein inneres Bündel auf. Das äußere Bündel verläuft in einem nach außen konvexen Bogen auf den Tractus supraoptico-hypophyseus zu. Es ist wohl dasjenige, das Greving als Tractus paraventricularis cinereus beschrieben hat. Das innere Bündel läuft dem Ependymbelag des III. Ventrikels parallel ventralwärts und durchsetzt den N. ventromedialis und den N. infundibularis. Innerhalb

der genannten Kerne konnten beim Pferd zahlreiche zum Teil stark markhaltige Nervenfasern beobachtet werden (Abb. 33). Doch ist über die Herkunft dieser markhaltigen Fasern nur schwer etwas auszusagen. Das Gebiet des N. paraventricularis ist relativ markarm. Verbindungen markhaltiger Nervenfasern mit den Zellen dieses Kernes und deren Fortsätze konnten nicht beobachtet werden. Erst im Areal des N. ventromedialis werden die Markscheiden deutlicher, die weiter ventralwärts innerhalb des N. infundibularis noch an Stärke zunehmen, wie die Ab-

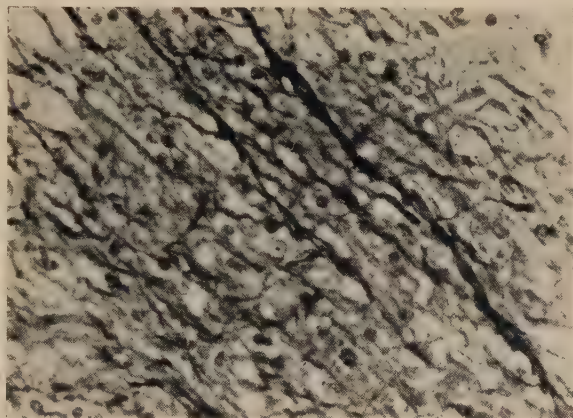


Abb. 33. N. infundibularis, Markscheidenfärbung nach Bacsich. Markhaltige Nervenfasern des medialen Feldes innerhalb des Kerngebietes. Vergr. 320 : 1.

bildung 33 zeigt. Diese hier zur Beobachtung kommenden Fasern dürften sicherlich den Kernen des medialen Feldes angehören. Diepen konnte beim Schaf innerhalb des N. arcuatus (= N. infundibularis) markhaltige Fasern beschreiben. Auch konnte nicht entschieden werden, ob sich unter diesen markhaltigen Fasern solche aus den höher gelegenen thalamischen Zentren befinden. Doch ist das sicherlich wegen der Nähe und Ausstrahlung des unteren Thalamusstieles anzunehmen. Ebenso ist es möglich, daß die Fasern des inneren Bündels des Tractus paraventriculohypophyseus (Laruelle) erst jenseits des Kernes eine Markscheide erhalten und als markhaltige Fasern die medialen, kleinzelligen Kerne durchziehen. Mit Sicherheit läßt sich jedoch der Eintritt auch dieser markhaltigen Fasern in das Infundibulum verfolgen. Dort eingetreten, mischen sie sich jedoch sofort nach

Verlust ihrer Markscheiden unter die Faserbündel der Trichterwand.

Weiterhin konnten Verbindungen des lateralen Feldes mit dem Infundibulum sowohl an Markscheiden- als auch an Bodianpräparaten klar erkannt werden. In Frontalschnitten wurden markhaltige Fasern festgestellt, die, von der inneren Konvexität der Fornixsäule kommend das Gebiet des N. ventromedialis durchziehen und in Höhe des Sulcus infundibularis in das Infundibulum eintreten. Erst kurz vor dem Eintritt in die Trichterwand bündeln sich diese Fasern und liegen medial vom Tractus supraoptico-hypophyseus, mit dessen Faserbündeln sie sich alsbald vereinigen. Auch die Herkunft dieser Fasern ist nicht zu entscheiden, da sie sich jenseits der Fornixsäule in dem stark markhaltigen lateralen Feld verlieren. Im Gebiet des N. perifornicatus und zwischen den Zellen des N. mamillo-infundibularis werden sie erstmalig als gesonderte Faserzüge deutlich, doch ist ein Zusammenhang der Fasern mit den Zellen dieser Kerne nicht mit Sicherheit zu bestimmen. In das Schema von Laruelle eingeordnet, würden diese Faserzüge den lateralen Bahnen des Tractus hypothalamo-hypophyseus entsprechen. Bei ihrem Verlauf auf das Infundibulum zu beschreiben sie im medialen Feld einen nach unten konkaven Bogen und durchziehen dabei den ventralen Abschnitt des N. ventromedialis. In der Literatur konnten außer der bereits genannten Angabe von Diepen nur wenige Beschreibungen über markhaltige Fasern in den medialen Abschnitten des Tuber cinereum gefunden werden. Spuler beschreibt beim Meerschweinchen eine Markhaltigkeit der Nervenfasern des Tractus supraoptico-hypophyseus während seines Verlaufes durch die Pars oralis tuberis und in der ventralen Wand des Infundibulum. Romeis fand dasselbe Bündel in einem Fall bei einem Hingerichteten markhaltig, und Orthner beschreibt ebenfalls die Markhaltigkeit des Tractus supraoptico-hypophyseus bei einem Mann, dessen extraselläre Hypophyse durch einen Tumor zerstört worden war. Er hält den Markscheidenbefund in diesem Fall für pathologisch.

Der Hinterlappen der Hypophyse

Die durch die Zwischenzone der Trichterwand ziehenden Fasern gelangen über den kurzen kompakten Teil des Trichters in den Hinterlappen der Hypophyse. Der Trichterstiel stellt einen

besonders engen Abschnitt der Neurohypophyse dar und dient vor allem der Verbindung von Trichterwand und Nervenlappen. Hier liegen die Nervenfasern dicht in groben Bündeln nebeneinander und werden von breiten bandartigen Pituicytenfasern (Bucy, Romeis) begleitet. Bereits im Gebiete des Trichterstieles beginnt die von Greving beschriebene Inselbildung vermehrt aufzutreten. Das Bild des Hinterlappens wird durch die läppchenähnliche Aufteilung des Parenchyms beherrscht. Romeis spricht von Verdichtungszone und Zwischenstreifen des Hinterlappengewebes. Diese eigentümlichen Strukturen des

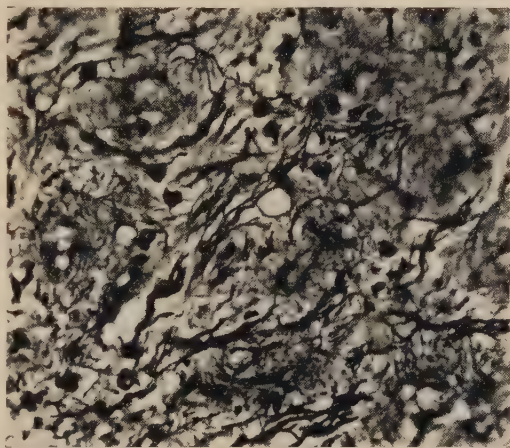


Abb. 34. Neurohypophyse, Bodian. Nervenendigungen an den Gefäßen. Vergr. 320 : 1.

Hinterlappens werden nach dem Autor durch Verdichtung der Fasermassen um aufgeknäulte Gefäßabschnitte hervorgerufen (Verdichtungszone) und durch Auflockerung des Gewebes zwischen diesen Bezirken (Zwischenstreifen) gebildet. Wie Bargmann zeigen konnte, wird diese gewebliche Verdichtung im Gomoribild noch durch die hier besonders stark angereicherten neurosekretorischen Substanzen verstärkt. Schon bei makroskopischer Betrachtung erscheint daher das Hinterlappengewebe tiefblau. Die Befunde an der Pferdehypophyse unterscheiden sich dahingehend nicht von denen der bislang untersuchten Arten. Ein ausführlicher Befundbericht erübrigt sich daher:

Betrachtet man die Verdichtungszone im Bodianpräparat (Abb. 34) bei stärkerer Vergrößerung, dann läßt sich folgender Befund er-

heben: Zwischen quer und tangential getroffenen Gefäßen liegen dickere Bündel markloser Nerven, die sich aufzweigen und an die Gefäße kleinere Äste abgeben. Die Gefäße sind vielfach von den Nervenbündeln ringförmig umschlossen (oben links in der Abbildung). Von diesem Faserring laufen feine Ästchen bis dicht an die Gefäßwand heran, ohne sie jedoch zu berühren. In Azan-, Masson- oder auch Eisenhämatoxylinpräparaten besitzt diese perivaskuläre Zone eine homogen verwaschene Struktur, im Gomoripräparat liegen hier blauschwarze Granula aller Größenordnungen beieinander. In diesen perivaskulären Hof hinein ziehen die genannten feinen Nervenfäserchen, wie das Bodianpräparat zeigt. Schon Grev ing glaubte in diesen Inselbildungen „Stätten einer inneren Sekretion zu sehen“. Diese Annahme Grev ings konnte durch die Anwendung der Gomorimethode bewiesen werden.

Wenn man beim Pferd nach den Bildungsstätten des Neurosekrets im Gomoripräparat sucht, dann ist immer wieder folgendes festzustellen: Das Sekret entsteht entweder im Bereich der Kerne des Zwischenhirnes oder an den Nervenendigungen im Infundibulum und Hinterlappen. Im Verlaufe der neurosekretorischen Bahn konnte außerhalb dieser Gebiete beim Pferd nirgends ein positiver Gomoribefund erhoben werden.

Die Art und Weise jedoch, wie das Sekret von den Endigungen abgegeben wird, läßt sich mit Hilfe dieser Methode allein nicht klären. An Hand von Bodianpräparaten wurde im vorhergehenden versucht, den Aufbau und die Entstehung der Herringkörper zu ermitteln. Es wurde dargelegt, daß von einer zirkulären Faserschlinge ausgehend feine Fäserchen zu einem Zentrum ziehen, das aus besonders dicht liegenden Granula besteht. Umgeben war dieser zentrale Kern durch einen helleren Hof mit locker geordneter Granula. Im Gomorischnitt wiesen sich diese Bildungen als dunkelblau gefärbte Komplexe aus. Weiterhin wurde auf den feinen Zerfall der Faserendigungen hingewiesen. Wie ähnlich sind doch diese Bilder mit denen der Grev ingschen Inseln. Auch hier eine umgürtende stärkere Faserschlinge und feinere Nervenendigungen, die in den Schlingenraum hineinziehen. Auch hier beobachtet man an geeigneten Stellen den granulären Zerfall der Faserendigungen und ebenso ist der Schlingenhof von einer feinen, locker angeordneten Granula erfüllt. Nur der zentrale Kern fehlt, an dessen Stelle liegt hier das Blutgefäß. Auf Grund solcher Beobachtungen läßt sich mit aller Vorsicht

folgendes aussagen: Die Entstehung des Sekretes ist an einen „granulären Zerfall“ von feinsten Faserendigungen, die von einer zirkulären Faserschlinge ausgehen, gebunden. Der Raum innerhalb solcher Faserschlingen wird allmählich von einzelnen Granula angereichert. Diese Granula stellen wahrscheinlich eine Vorstufe des Sekretes dar. Wie Gomoripräparate zeigen, wird das Sekret selbst nicht durch corpusculäre Elemente dargestellt. Bei Anwendung dieser Methode sind nicht nur einzelne kleine blauschwarze Granula zu sehen, die etwa denen des Bodianpräparates entsprechen, sondern auch der ganze helle Schlingenraum ist oftmals tiefblau angefärbt, wenn auch das Zentrum vielfach durch eine dunklere Abtönung hervortritt. Zur Ausbildung eines Zentrums kommt es aber innerhalb einer solchen Faserschlinge nur, wenn das zentrale Gefäß fehlt, wenn also bei einer dauernden Anreicherung des Sekretes nicht für einen ebenso schnellen Abtransport gesorgt ist. Die Abbildung 35 läßt vielleicht einen Ver-

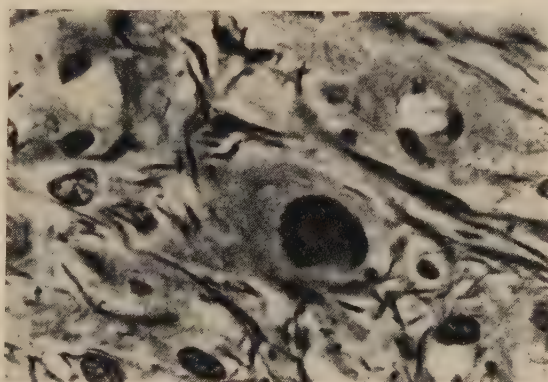


Abb. 35. Ein Herring-Körper und eine Grevingsche Insel innerhalb der Neurohypophyse, Bodian. Vergr. 720 : 1.

gleich der Größenordnung eines Herringkörpers und einer Grevingschen Insel zu, die hier nebeneinander angetroffen wurden, wenn auch die einzelnen Bauelemente dieser Sekretionsstellen in diesem Schnitt nicht ausreichend dargestellt werden konnten. Immerhin lassen sich hier Teile der Faserschlinge und der helle Schlingenhof noch gut erkennen. Im Zentrum des einen Gebildes liegt der granuliertete Kern des Herringkörpers, im Zentrum des anderen das Blutgefäß. Ich bin der Meinung, daß weitaus der größte Teil der in der Neurohypophyse vorhandenen „granular

bodies“ Sekretionsstätten darstellen und daß sie mit den Grevingschen Inseln zu vergleichen sind. Es wurde bereits bei der Besprechung der Herringkörper bezweifelt, ob der im mikroskopischen Präparat festzustellende granuläre Zerfall den tatsächlichen Vorgängen entspricht.

Auf Grund meiner Beobachtungen an Bodianpräparaten möchte ich annehmen, daß es in der Neurohypophyse keine echten Netzbildungen feinsten Nervenfasern im Sinne eines Stöhrschen terminalen oder präterminalen Netzes gibt. Es ist möglich, daß die Bodianmethode hier versagt, doch sind andererseits im selben Schnitt an der Kontaktfläche zwischen adenohipophysärem Trichterbelag und Trichterwandung echte Netzbildungen zu sehen, so daß ich annehme, hier annähernd wirkliche Bilder vor mir zu haben. Auch bei den von Hagen mit Hilfe der Bielschowski-Methode erzielten Befunden glaube ich, daß es sich dort, wie auch in meinen Präparaten, um Überkreuzungen feinsten Fäserchen und nicht um echte Netze handelt. Innerhalb der Grevingschen Inseln sind in meinen Präparaten immer wieder nur freie Endigungen der Nervenfasern zu sehen.

Inmitten dieser Inseln, wie auch innerhalb der perivaskulären Geflechte der Trichterwandung sind gelegentlich Faserendigungen zu beobachten, die mit besonderen Endapparaten versehen sind. Viele Untersucher der Hypophyse haben sich mit diesen Bildungen beschäftigt. Tello, Bucy und Trossarelli werden im Schrifttum immer wieder erwähnt. Auch Romeis, Stutinsky und Hagen haben sie ausdrücklich beschrieben. Tello nennt sie „*bolas de dégénération*“, Bucy „*endbulbs*“ und Trossarelli „*formation en massue*“. Einige Autoren wie Hair, Quercy und De Lachaud und Romeis glauben, es seien normale Enden, während andere (Tello, Stutinsky, Bucy und Trossarelli) sie für degeneriertes Neuroplasma halten. Romeis glaubt diese Bildungen nicht den Herringkörpern gleichsetzen zu dürfen, während Hagen der Meinung ist, hier tatsächlich Herringkörper und damit nach ihrer Meinung nicht normale Endigungen vor sich zu haben.

Aus dem Studium des Schrifttums, sowie aus meinen eigenen Präparaten vom Pferd habe ich den Eindruck gewonnen, daß ein großer Teil der als Nervenendorgane bezeichneten Gebilde Herringkörper sind. Ich selbst habe die „*granular bodies*“, wie aus dem vorhergehenden ersichtlich, als solche aufgefaßt. Doch

möchte ich die Bezeichnung „degeneratives Neuroplasma“ ersetzen durch „sezernierendes Neuroplasma“. Ich kann mich nicht entschließen, aus den histologischen Bildern einen degenerativen Vorgang abzuleiten. Daß hier jedoch Stätten der Sekretion vorliegen, hat uns die Gomorimethode gezeigt. Doch nur ein Teil der zur Beobachtung kommenden Organe darf als Herringkörper bezeichnet werden. Es finden sich außer den Herringkörpern an den Faserenden noch andere Strukturen, die jedoch nur im Silberpräparat zu beobachten sind. Sie erscheinen kompakt und ho-

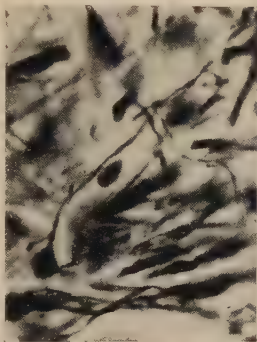


Abb. 36

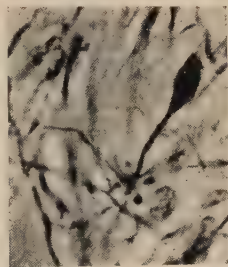


Abb. 37

Abb. 36. Neurohypophyse, Bodian. Nervenendkörper. Vergr. 720:1.

Abb. 37. Neurohypophyse, Bodian. Länglich geformte Nervenendkörper mit auswachsenden feinen Fäserchen. Vergr. 720:1.

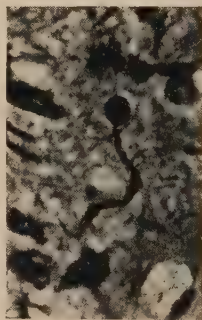
mogen schwarz imprägniert und haben keine Ähnlichkeit mit denjenigen, die z. B. Romeis und Hagen abbilden. Stutinsky zeigt in seiner Arbeit (1946) auf der Abbildung 1 eine große Zahl solcher Körper, die er in der Ochsenhypophyse fand. Ich konnte sie in der Pferdehypophyse ebenfalls beobachten. Sie liegen vorwiegend im Bereich der Grevingschen Inseln und an der Grenze von Nervenlappen und Pars intermedia. Zum Teil sind sie rund (Abb. 36) oder zeigen Keulenformen (Abb. 37), sind aber immer nur in Verbindung mit einer Nervenfaser zu sehen. Ihre Bedeutung aus diesen Bildern beurteilen zu wollen, ist so schwierig, wie überall in der mikroskopischen Anatomie, wenn man aus Formen auf Funktionen schließen will. Doch darf man meines Erachtens in den besonderen Strukturen, wie sie uns Hypothalamus und Hypophyse darbieten, nicht immer nur das Resultat degenerativer Vorgänge sehen. Bei diesem physiologisch so aktiven und wichtigen Organ sind regenerative Vorgänge von eben-

so großer Bedeutung. Ich möchte mich der Ansicht von Stutinsky anschließen, wenn er schreibt: „Il semble donc qu'il y ait normalement dans la neurohypophyse des Mammifères des fibres nerveuses en voie de destruction, d'autres, en voie de régénération, et de lobe nerveux pourrait bien être constitué, du moins pour une part, par un 'névrome de régénération' (R. Collin).“ So möchte ich auch in der Deutung dieser zur Rede stehenden nervösen Strukturen recht vorsichtig sein. Es ist mir aufgefallen, daß nicht alle diese Gebilde wirkliche Endorgane sind. Bei einer günstigen Schnittführung sind außer einer dickeren Faser, mit der man gewöhnlich diese Gebilde verbunden sieht, noch ein feineres Faserende zu sehen, das am Gegenpol den Körper verläßt (Abb. 38).

Abb. 38.

Neurohypophyse, Bodian. Runder nervöser Endkolben mit auswachsendem feinem Nervenfasern. Regenerationsstelle?

Vergr. 715 : 1.



Dieses Faserende läßt sich gewöhnlich schlechter imprägnieren, als die dickere Faser, muß aber bei genauem Studium als zum Endorgan zugehörig erkannt werden. Mit aller Vorsicht darf man vielleicht im Herauswachsen dieses feinen Faserendes aus dem Endorgan einen regenerativen Vorgang erblicken.

Dieses vornehmlich im Gebiet der Nervenlappen zu beobachtende Endorgane lassen eine Bedeutung für das sekretorische System nur schwer erkennen. Auch die Morphologie der Nervenfasern, mit denen sie in Verbindung stehen, läßt eine Deutung nicht zu. Knoche hat an der Hundehypophyse sogenannte Nodulusfasern beschrieben, die nach dem Autor im Bereich der hypothalamischen Kerne, des Infundibulum und auch im Nervenlappen zu finden sind. Doch ist es dem Autor bislang nicht möglich, diesem, durch seine eigentümliche Struktur sich von den übrigen Fasern der genannten Gebiete unterscheidenden System, eine Leitungsrichtung zuzuerkennen oder etwas über seine Leistungen auszusagen. Abgesehen von den Ergebnissen, die unter Zuhilfe-

nahme der Gomorimethode an dem nervösen Parenchym der Neurohypophyse zu erzielen waren, ist es bislang den morphologischen Methoden nicht möglich, die funktionelle Bedeutung aller zur Beobachtung kommenden Strukturen zu klären. Angesichts der Aufgaben, die die Hypophyse als innersekretorisches Organ zu erfüllen hat, wird auch die Steuerung der hier ablaufenden Vorgänge eine außerordentlich empfindliche sein. Die humoral-zentrifugale Leitungsrichtung einer überaus großen Zahl von Nervenfasern dürfte auf Grund der bisherigen Befunde als gesichert gelten. Ob diesen Fasern gleichzeitig eine nervös-zentripetale Kontrolle der Sekretion obliegt, oder ob diese durch besondere Nervenfasern erfolgt, ist ebenso schwer zu erkennen,

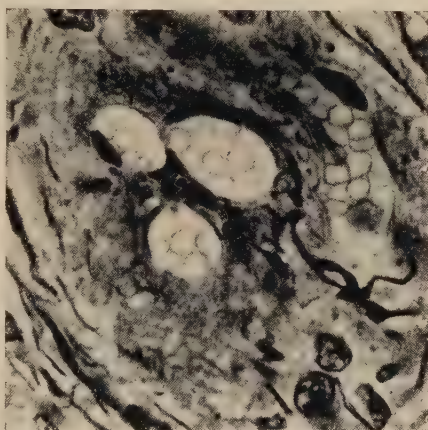


Abb. 39. Neurohypophyse, Bodian. Nervenfasern, die mit ovalen Endplatten versehen, Gefäße einer Verdichtungszone umgreifen. Vergr. 730 : 1.

wie die Aufgabe, die den hier zu beobachtenden Faserendigungen zukommt, soweit diese nicht als Herringkörper („granular bodies“) eindeutig sekretorisch tätig sind. Oftmals ist man geneigt, Nervenendigungen, die mit ovalen Endplatten allseitig ein Gefäß umgreifen (Abb. 39) als rezeptive Endorgane aufzufassen. Doch kann auch hier eine exakte Bestimmung und funktionelle Zuordnung solcher Strukturen nicht getroffen werden. Auf die feinen Faserplexus der inneren Zone des Infundibulum und ihre mutmaßliche Bedeutung als Chemoreceptoren für die an den Liquor des Recessus infundibuli abgegebenen Substanzen wurde bereits an anderer Stelle hingewiesen. Einen Faserplexus ähn-

licher Struktur habe ich in dem Nervenlappen der Hypophyse des Pferdes nicht darstellen können. Ob die hier von Hagen beim Menschen gesehenen feinen Netze receptorische Aufgaben zu erfüllen haben, vermag ich nicht zu entscheiden.

Das Verhalten der Faserglia

Als Abschluß des neurosekretorischen Kapitels sei eine bereits mehrfach erwähnte Beobachtung noch einmal zusammenfassend dargestellt: Es handelt sich um das Verhalten der Faserglia, die als marginale Deckschicht die äußere und innere Oberfläche des Hypothalamus gegen die Umgebung abgrenzt. Nowakowski und Christ haben bei der Katze und beim Menschen das Verhalten der marginalen Glia mit den physiologischen Leistungen dieses Gehirnabschnittes in Beziehung gesetzt. Spuler konnte am Meerschweinchen wegen Versagens der Methode ähnliche Befunde nicht erheben, doch schließt er sich den Ansichten der beiden Autoren an. Wie diese übereinstimmend aussagen, fehlt im Bereich des unteren Abschnittes der Wandung des III. Ventrikels die innere Gliafaserdeckschicht, die in den oberen Abschnitten in breiter Lage unter dem Ependym zu finden ist. Interessanterweise liegt der Beginn dieser marginalen Deckschicht in gleicher Höhe, wie der dorsale Rand des N. infundibularis. Weiterhin beobachteten die genannten Autoren, daß die äußere Gliafaserdeckschicht, die den Boden des Tuber cinereum gegen das Bindegewebe der Basalcyste abschließt, am Sulcus infundibularis aufhört. Die Autoren gelangen zu der Ansicht, daß an denjenigen Grenzflächen, die diese Glia-schicht entbehren, ein vermehrter Stoffaustausch möglich sei. In Übereinstimmung mit Nowakowski und Christ konnte ich beim Pferd ähnliche Befunde erheben. Mit Hilfe der Methode nach Holzer wurde die Faserglia allenorts gut dargestellt. Die Abbildung 40 zeigt einen Ausschnitt aus der Wand des III. Ventrikels. Die hohen Ependymzellen liegen in einschichtiger Lage lückenlos und wohlgeordnet nebeneinander. Unmittelbar unterhalb dieser zelligen Grenzfläche liegen in einem breiten Streifen und stark verfilzt die Gliafasern der inneren Deckschicht. Bis an diese Deckschicht heran reichen auch die Gefäße der Hirnwandung. Ein ganz anderes Bild bieten Wandabschnitte im unteren Bereich des III. Ventrikels, dort wo der N. infundibularis unmittelbar an den Liquor-spalt grenzt (Abb. 41). Hier haben sich die Ependymzellen (die

Abb. 41 stammt aus demselben Schnitt wie die Abb. 40) stark abgeflacht und liegen lückenhaft und ungeordnet. Die innere Gliafaserdeckschicht fehlt vollkommen. Stattdessen kommen nur senkrecht zum Ependym verlaufende Ependymfasern zur Beobachtung. Die gleiche Struktur der Ventrikelwand kann im gesamten Bereich des Recessus infundibuli festgestellt werden. Ab-

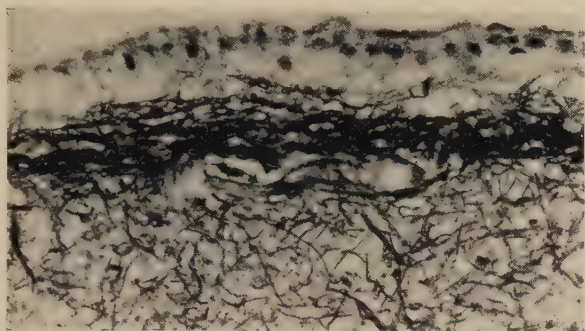


Abb. 40. Tuber cinereum, Holzer. Innere Gliafaserdeckschicht am Ependym des III. Ventrikels Vergr. 320:1.

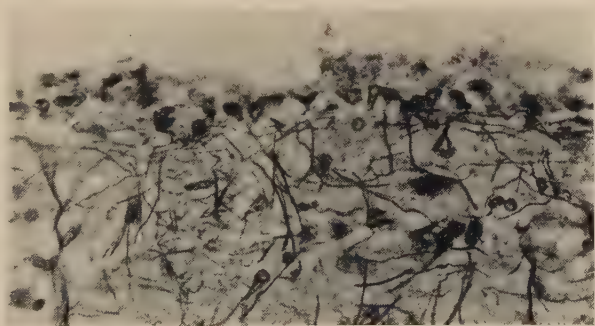


Abb. 41. Tuber cinereum, Holzer. Ventrikelwand im Bereich des N. infundibularis. Die innere Gliafaserdeckschicht fehlt. Das Ependym ist abgeflacht und aufgelockert. Vom Ependym ziehen Ependymfasern in das Kerngebiet hinein. Vergr. 320:1.

wärts von der dorsalen Begrenzung des N. infundibularis bis an das distale Ende des Recessus infundibuli fehlt die innere Gliafaserdeckschicht auch beim Pferd. Befunde, wie Christ und Nowakowski sie für Mensch und Katze auch bezüglich der äußeren Gliafaserdeckschicht erheben, sind ebenfalls beim Pferd zu beobachten. Die äußere Gliafaserdeckschicht reicht, wie die Abbildung 42 in der Übersicht zeigt, nur bis zum Sulcus infundi-

bularis. Zwischen der Kontaktfläche von der Pars infundibularis der Adenohypophyse und der Trichterwand ist ein abdichtender Gliafaserfilz nicht mehr vorhanden. Wie stark dieses Fasergeflecht im Bereich der basalen Wandung des Tuber cinereum

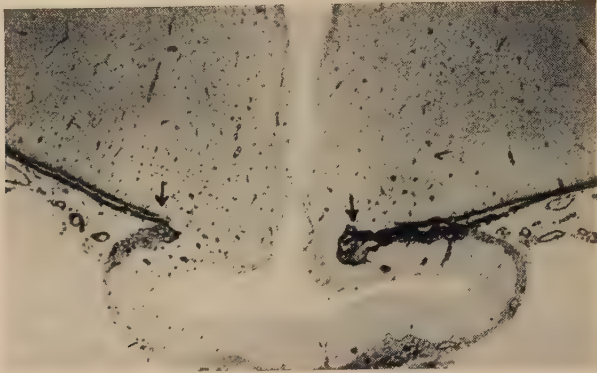


Abb. 42. Tuber cinereum, Holzer. Die äußere Gliafaserdeckschicht findet am Sulcus infundibularis ihr Ende (siehe Pfeil). Vergr. 7,2:1.



Abb. 43. Tuber cinereum, Holzer. Ganglienzellen des N. paraopticus tuberis im Maschenwerk der äußeren Gliafaserdeckschicht. Vergr. 320:1.

ist, zeigt die Abbildung 43. Diese Abbildung wurde aus dem Bereich des N. paraopticus tuberis gewählt. Einige Ganglienzellen dieses Kernes sind inmitten des Fasergeflechtes der äußeren marginalen Glia noch zu erkennen. Mit den genannten Autoren bin ich auch der Meinung, daß das Fehlen der Gliafaserdeckschicht

einen Stoffaustausch zwischen den Grenzflächen begünstigt. Auf die Bedeutung dieser Beobachtungen wurde bereits bei der Besprechung des Stoffaustausches zwischen innerer Zone des Infundibulum und dem Liquor des Recessus infundibuli hingewiesen. An gegebener Stelle, so bei der Besprechung des N. infundibularis, wie auch bei der Besprechung der Kontaktfläche zwischen Trichterbelag und Trichterwandung, soll an diese Befunde noch einmal erinnert werden. Die Farbstoffexperimente von Wislocki und King lassen sich sicherlich durch das Verhalten der marginalen Glia in der Art deuten, wie es Christ in seiner Arbeit über das Tuber cinereum des erwachsenen Menschen getan hat. Der Autor wies darauf hin, daß der Farbstoff auf physiologischem Wege an den Liquor des III. Ventrikels abgegeben und von dem N. infundibularis aufgenommen wird, der gerade an der Stelle liegt, an der die Gliafaserdeckschicht fehlt. Auf die wichtigen Ergebnisse der Experimente von Wislocki und King werde ich bei der Besprechung der Kontaktflächenfrage noch zurückkommen.

Das gomorinegative System

Topik und Cytoarchitektonik der Kerne des Tuber cinereum

In den letzten Jahren haben vor allem Spatz und Mitarbeiter auf die Bedeutung der Kerngebiete des Tuber cinereum für die Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse hingewiesen. Die Autoren haben nicht allein durch genaue morphologische Bestimmung der Kernareale dieses Gebietes, sondern auch experimentell (Ausschaltungsversuche — Bustamanta, Spatz, Weisschedel) die Beziehungen zwischen den Kerngebieten des Tuber cinereum und der Hypophyse aufzeigen können. Sie haben dabei insbesondere auf die Verbindungen der kleinzelligen, hypophysennahen Kerne des medialen Feldes des Tuber cinereum und der Hypophyse hingewiesen, eine Kerngruppe, die in der Forschung erst sehr spät eine genaue Analyse erfahren hat und auch heute noch vielfach in ihrer Gesamtheit als zentrales Höhlengrau bezeichnet wird. Ihr besonderes Interesse galt aber einem Kern, der nicht allein durch seine Faserverbindungen, sondern vor allem durch seine Lage in unmittelbarer Beziehung zur Hypophyse steht. In Anlehnung an Nissl, sowie an Roussy und Mosinger haben Spatz, Diepen und V. Gaupp diesen Kern N. tuberis infundibularis oder kürzer N. infundibularis genannt. Durch diese Bezeichnung wollten die Autoren die Eigentümlichkeit dieses Kernes charakterisieren, der als einziger der Kerne des Tuber cinereum in das Infundibulum herabreicht. Durch dieses Verhalten des Kernes wird die Grenze zwischen Tuber cinereum

und Infundibulum, die sich außen durch den Sulcus infundibularis genau bestimmen läßt, im Innern der Trichterwand verwischt. Spatz und Mitarbeiter sprechen daher von einer Verzahnung von Tuber cinereum und Infundibulum durch den N. infundibularis. Unmittelbar dorsal von ihm liegt der Hauptkern des Tuber cinereum, der seinen Namen von Cajal erhalten hat (N. principalis tuberis), heute aber in der Literatur allgemein unter der Bezeichnung N. hypothalami ventromedialis bekannt ist. Schließlich rechnen die Autoren den N. dorso-medialis und die Area periventricularis posterior dem medialen Felde zu.

Spatz und Mitarbeiter (Diepen, Nowakowski, Christ, Spuler) betonen, daß diese Kerngebiete für die Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse eine ebenso große Rolle spielen, wie die neurosekretorischen Areale. Sie stellen dem gomori-positiven System das gomorinegative der kleinzelligen Kerne des medialen Feldes und ihre Verbindungen zur Hypophyse zur Seite. Im folgenden soll in Anlehnung an die Ergebnisse der Spatzschen Schule der Hypothalamus des Pferdes auch bezüglich dieses Systems untersucht werden. Dem Gang der Untersuchungen entsprechend, wird zunächst die Aufgliederung des Tuber cinereum des Pferdes dargelegt werden müssen, wie sie sich auf Grund topischer und vor allem cytoarchitektonischer Befunde ergibt.

In Übereinstimmung mit den genannten Autoren soll auch das Tuber cinereum des Pferdes zunächst eine gröbliche Aufteilung erfahren, die sich, wie auch bei andern untersuchten Arten, aus dem Markgehalt dieses Gehirnabschnittes ergibt. Auch beim Pferd ist innerhalb dieses Gebietes ein deutlich markarmer medialer Abschnitt, von einem markreichen lateralen zu unterscheiden. Wie bereits in dem Abschnitt über die Faserverbindungen dargelegt worden ist, zeichnet sich beim Pferd der mediale Abschnitt mit dem N. infundibularis, N. ventromedialis, N. dorsomedialis und der Area periventricularis posterior nicht durch eine gleiche Markarmut aus, wie sie bei den Untersuchungen z. B. von Mensch (Christ) und Katze (Nowakowski) bekannt geworden ist. In dem betreffenden Abschnitt konnte dargelegt werden, daß im Gebiete des N. infundibularis und den N. ventromedialis zahlreiche Fasern zu beobachten sind, die zum Teil kräftige Markscheiden besitzen. Dennoch kann zum Vergleich zum stark markhaltigen lateralen Abschnitt auch hier von einer relativen Markarmut des medialen Abschnittes gesprochen werden.

Der laterale Abschnitt des Tuber cinereum soll ebenfalls in die Betrachtungen einbezogen werden, wenn es auch hier abgesehen vom N. paraopticus tuberis keine eindeutigen Beweise für Faserverbindungen der Kernareale dieses Abschnittes zur Hypophyse gibt. An anderer Stelle konnten jedoch bereits Verbindungen markhaltiger und markloser Nervenfasern, die aus dem lateralen Felde kommen, beschrieben werden, wenn auch die Frage ihrer Herkunft offengelassen werden mußte.

Im Anschluß an die Betrachtungen über die Aufgliederung des Tuber cinereum nach cytoarchitektonischen und topischen Gesichtspunkten ist schließlich die Frage der Endigungsweise der feinen Nervenfasern dieser Kerngebiete an der Kontaktfläche von Infundibulum und Pars infundibularis der Adenohypophyse zu besprechen, wie überhaupt die Morphologie dieser Kontaktfläche zu untersuchen. Dabei wird dem Gefäßsystem dieses Abschnittes besondere Aufmerksamkeit zu schenken sein. Ebenso wird es notwendig sein, die Ergebnisse anderer Untersucher, die Verknüpfungsfrage betreffend, soweit sie das „gomorinegative System“ (Spatz) behandeln, vergleichend heranzuziehen. Ich darf daher zu Anfang dieses Kapitels darauf verzichten, im einzelnen auf die Hypothesen der Verknüpfungsfrage dieses System betreffend einzugehen. Diese wird an gegebener Stelle ihre Berücksichtigung finden.

Die Aufgliederung des medialen Feldes des Tuber cinereum

Der Nucleus infundibularis

Der N. infundibularis zeichnet sich durch verschiedene Merkmale aus, die konstant bei allen untersuchten Arten wiederkehren (Spatz, Diepen, v. Gaupp: Kaninchen, Nowakowski: Katze, Spuler: Meerschweinchen). Durch seine Nähe zum Infundibulum hat er, wie erwähnt, seinen Namen erhalten. Auch beim Pferd findet er sich rings um den Ansatz des Infundibulum am Tuber cinereum. Seine Nervenzellen schieben sich dabei bis an das Ventrikelependym heran. Ventrikelnähe und Nachbarschaft zum Infundibulum sind konstante Merkmale des Kernes. Auf Frontalschnitten liegt sein oraler Pol daher auf den ersten Anschnitten der ventralen Wandung des Infundibulum. Solange durch den Schnitt der Recessus infundibuli noch nicht getroffen ist, beobachtet man den Kern als unpaares Areal in den oralen

Abschnitten der Radix infundibuli. Die Abbildung 44 zeigt einen Frontalschnitt aus dem oralen Tuberabschnitt. Die Vorderwand des Trichters ist angeschnitten, man erkennt deutlich die dunkel gefärbte Pars infundibularis der Adenohypophyse, die hier bogenförmig von dem Sulcus infundibularis der einen Seite zu dem der

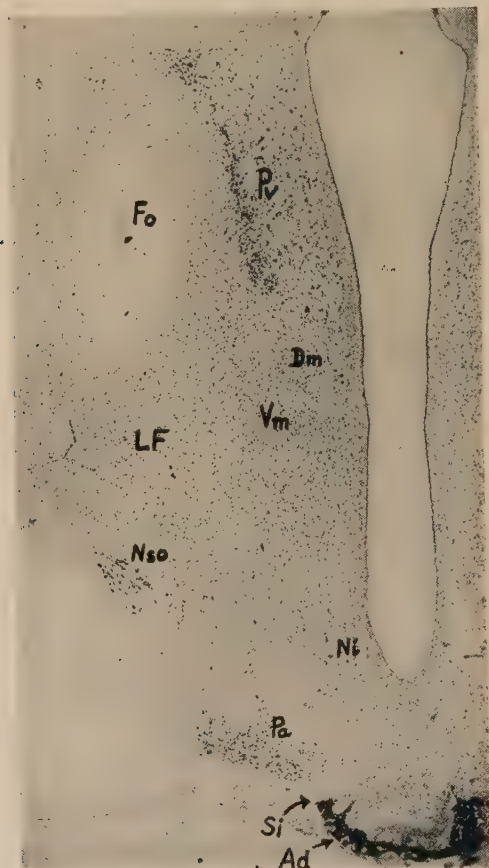


Abb. 44. Frontabschnitt durch den Bereich der Pars oralis tuberis (1750 PI), Nissl. *Po* = N. paraventricularis, *Vm* = N. ventromedialis, *Ni* = N. infundibularis, *Nso* = N. supraopticus, pars dorso-medialis, *Pa* = N. paraopticus tuberis, *LF* = laterales Feld, *Tr. o* = Tractus opticus, *Fo* = Fornix, *Si* = Sulcus infundibularis, *Ad* = Pars infundibularis der Adenohypophyse. Vergr. 9:1.

anderen Seite zieht. Bis an den Sulcus infundibularis schiebt sich an der Basis des Tuber cinereum von lateral her ein großzelliger Tuberkerne heran, von dem bereits die Rede war, der N. paraopticus tuberis. Zwischen diesem Kern und dem Hauptkern des Tuber liegen in sehr aufgelockerter Ordnung die kleinen Gang-

lienzellen des N. infundibularis, die sich nach medial bis an den Ventrikel heranschieben. Da hier die Ganglienzellen des Kernes noch sehr verstreut liegen, grenzt sich dieser gegen seine Umgebung kaum ab. In dieser Schnitthöhe hat er etwa die Form eines Y, wobei sich die oberen Balken des Buchstaben der Ven-

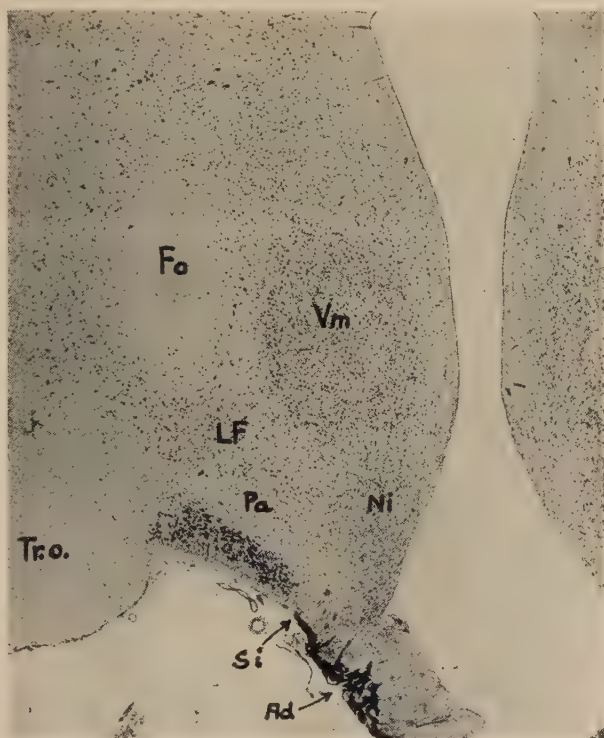


Abb. 45. Frontalschnitt durch den Bereich des oralen Abschnittes der Pars parainfundibularis (1800 PI), Nissl. Bezeichnungen siehe Abb. 44. Vergr. 9:1.

trikelöffnung anlegen, während das unpaare Ende die oralen Abschnitte der Radix infundibuli einnimmt. Diese Syntopie: Ventrikependym als mediale Kante, N. ventromedialis als dorsale Grenze des Kernes wird auch weiter caudal (Abb. 45) eingehalten. In diesem Gebiet ist der dorsale Rand des Kernes gemäß der Konvexität des ventralen Poles des N. ventromedialis schalenförmig gebogen. Dieser gebogenen Oberkante wegen, wurde der Kern auch vielfach als N. arcuatus bezeichnet (Monakow, Sutkowaja, Krieg, Diepen). Der dorsomediale Kernpol schiebt sich hier zwischen dem caudalen Pol des Hauptkernes und dem

Ventrikelpendym ein. Nach lateral dringt der Kern mit einer Spitze in das laterale Feld des Tuber cinereum ein. Die ventrale Grenze läßt sich nicht scharf ziehen. Hier verlieren sich die Ganglienzellen in der Wandung der Radix infundibuli. Die Grenze zwischen Tuber cinereum und Infundibulum ist hier, wie bereits erwähnt, verwischt, so klar sie sich außen durch das Einschneiden des Sulcus infundibularis abzeichnet. Das Eindringen

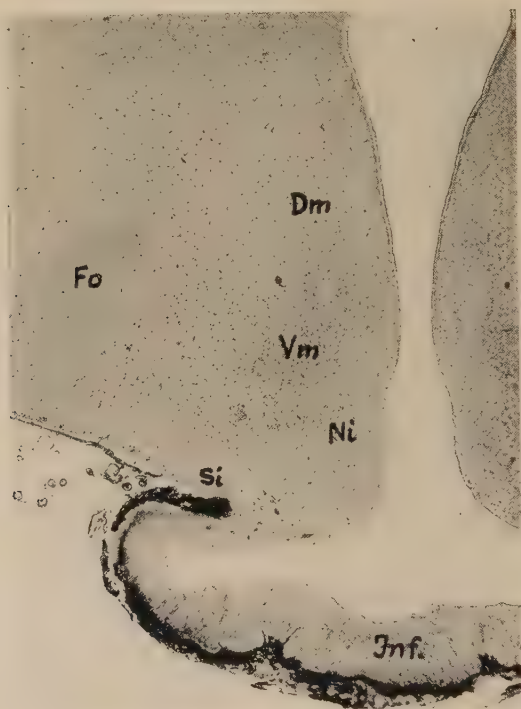


Abb. 46. Frontalschnitt durch den Bereich der Pars parainfundibularis tuberis (1352 PI), Nissl.

VI = N. ventrolateralis, Dm = N. dorsomedialis. Die übrigen Bezeichnungen siehe Abb. 44.

Vergr. 9 : 1.

von Ganglienzellen in das Infundibulum ist ein drittes konstantes Merkmal des Kernes. In den mittleren Abschnitten des Tuber cinereum (Abb. 46) ändert sich die Kernform des N. infundibularis. Hier schiebt sich aus dem lateralen Feld der N. ventrolateralis näher an den Ventrikel heran. Somit verschwindet hier die seitliche Zacke des N. infundibularis, die den N. ventrolateralis in den oralen Gebieten vom N. ventromedialis trennte (s. Abb. 45). In diesem Bereich grenzen drei Kerne aneinander: der N. ven-

tromedialis berührt mit seinem ventrolateralen Pol den N. ventrolateralis, an dessen mediale Kante sich die laterale Begrenzung des N. infundibularis anlegt. In dieser Schnitthöhe ist der N. ventromedialis an seinem caudalen Pol getroffen. Der N. infundibularis besitzt hier die Form eines an seinen Enden zugespitzten Bandes. Das obere spitze Ende des Bandes legt sich zwischen Ventrikelependym und N. ventromedialis, der breite Bandteil liegt



Abb. 47. Frontalschnitt durch den Bereich des kaudalen Abschnittes der Pars parainfundibularis tuberis (1250 PI), Nissl. *Ap* = Area periventricularis posterior. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 44. Vergr. 9:1.

zwischen Ependym und N. ventrolateralis, während die untere Bandspitze gegen das Infundibulum ausläuft. Weiter caudal, der N. ventromedialis ist von der Area periventricularis posterior abgelöst worden (Abb. 47), liegt der Kern zwischen dieser, dem N. ventrolateralis und dem Ependym. In dieser Schnitthöhe besteht nicht mehr der kontinuierliche Übergang des Ventrikelspaltes in den Recessus infundibuli. Das Infundibulum ist hier bereits in seinem distalen Abschnitt getroffen, doch ist die Radix infundibuli noch angeschnitten. Bandförmig legt sich hier der

Kern um den Ventrikelspalt herum. Sein dorsales Ende schiebt sich hoch hinauf zwischen die Area periventricularis post. und dem Ependym. Das Ependym besitzt in dieser Schnitthöhe in der Mitte des Ventrikelspaltes tiefe Nischen, eine Fältelung, auf die noch später eingegangen werden soll. Weitere hundert Schnitte caudalwärts (Abb. 48), das Infundibulum hat sich ganz vom Tuber cinereum gelöst, macht sich die Nähe des Corpus mamillare bemerkbar. Der Schnitt liegt kurz vor dem Zugang zum Recessus

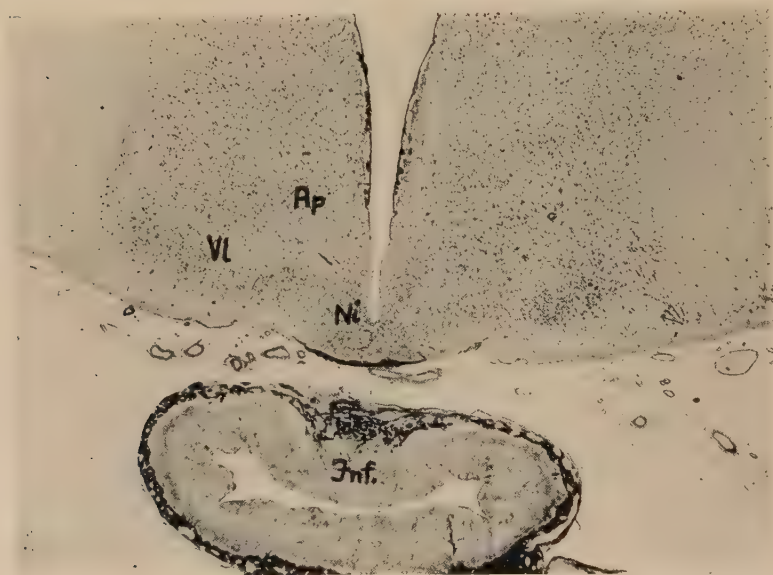


Abb. 48. Frontalschnitt durch den Bereich der Pars caudalis tuberis (1152 PI), Nissl. Dieselben Bezeichnungen wie in den vorigen Abbildungen. Vergr. 9:1.

mamillaris. Hier ist die Abgrenzung der Kerne sehr schwierig. Deutlich sind zu beiden Seiten des ventralen Abschnittes des Ventrikels die kleinen Zellen des N. infundibularis noch feststellbar. Auch in der Radix infundibuli liegen sie noch, wenn auch in lockerer Ordnung als vorher. Die laterale Grenze zum N. ventrolateralis und zur Area periventricularis post. ist verwischt. Die größeren Zellen der genannten Kerne mischen sich unter die kleineren des N. infundibularis. Nach dorsal reicht der Kern bis zum Beginn der eigentümlichen Fältelung des Ependyms, die eben erwähnt wurde. Weitere fünfzig Schnitte caudalwärts (Abb. 49) (die Radix infundibuli ist nicht mehr angeschnitten)

erscheint der Eingang in den Recessus mamillaris. Die kleinen Ganglienzellen schieben sich bis dicht an die Öffnung des Recessus heran. Hier ist der caudale Kernpol getroffen, der Kern besitzt nur noch eine geringe Ausdehnung. Von lateral und dorsal wird er bereits von den großen Ganglienzellen des Corpus mamillare eingeschlossen, doch sind ventrolateral noch Ganglienzellen des N. ventrolateralis festzustellen, der ebenfalls in dieser Schnitthöhe sein Ende findet.



Abb. 49. Frontalschnitt durch den Bereich des Recessus mamillaris. Die hier sichtbaren größeren Ganglienzellen gehören dem N. tubero-mamillaris an. Rm = Recessus mamillaris (1100 PI), Nissl. Vergr. 9 : 1.

Der Nucleus ventromedialis

Der Hauptkern des Tuber cinereum, N. principalis tuberis, wie ihn Cajal nennt, ist das größte geschlossene Kerngebiet des medialen Feldes. Der orale Pol des Kernes liegt weiter oralwärts als der des N. infundibularis. Spuler konnte diese Eigentümlichkeit auch beim Meerschweinchen feststellen, während Spatz, Diepen, Gaupp den Beginn des Kernes beim Kaninchen auf gleicher Höhe mit dem N. infundibularis beobachteten, Christ für den Menschen den oralen Pol caudalwärts vom N. infundibularis feststellt. Die Form des Kernes entspricht einem schräg

gestellten Oval, dessen Längsachse von dorsolateral nach medioventral geneigt ist. Entgegen den Befunden beim Kaninchen und Meerschweinchen ist seine Kapsel nur schwach ausgebildet und seine Abgrenzung gegen seine Umgebung weniger markant. Eine solche Abgrenzung des Kernes läßt sich vielfach erst nach genauem cytoarchitektonischem Studium vornehmen und gelingt an Nissl-Frontalserien am leichtesten in der Mitte zwischen seinem oralen und caudalen Pol, da in diesem Gebiet die Ganglienzellen in der Peripherie des Kernes dichter liegen, als in seinem Zentrum. Dadurch hebt sich die Kernperipherie sehr gut von der Umgebung ab. Der Kern beginnt oral hinter der vorderen Kommissur in Form einer runden Säule und wird nach dorsal und medial vom N. paraventricularis, ventral von der medialen Kante des Tractus opticus und lateral vom N. supraopticus begrenzt. Schon bald nimmt sein Umfang zu und seine Form wird elliptisch. Er behält dabei seine ventrale Lage zum N. paraventricularis bei. Erst später schiebt sich zwischen diesen und dem Hauptkern ein sehr schwer abgrenzbares Kerngebiet kleinerer Ganglienzellen ein, die offenbar dem Kernkomplex des N. dorsomedialis anderer Säuger entsprechen. Ventral liegt sein unterer Pol der Konkavität des N. infundibularis auf (Abb. 45). Seine mediale Grenze schiebt sich, wie auch bei andern untersuchten Säugetieren, nicht so weit an das Ventrikelependym heran, wie die Zellen des N. infundibularis, so daß zwischen Ependym und Kernperipherie immer ein ganglienzellarmer Raum zu sehen ist, in dem in den oralen Partien noch vereinzelte Zellen des N. paraventricularis zu finden sind (Abb. 5). Dorsolateral vom Hauptkern liegt die Fornixsäule, die laterale Grenze des Kernes ist schwer zu bestimmen. Hier besteht ein kontinuierlicher Übergang kleiner Zellen in die Zellgebiete des lateralen Feldes. Etwa auf der Mitte zwischen oralem und caudalem Pol (Abb. 45) läßt sich auch die laterale Grenze schärfer ziehen, da hier das laterale Feld durch die tiefertretende Fornixsäule zur Seite abgedrängt wird und sich die Ganglienzellen des N. perifornicatus gegen die des N. ventromedialis deutlich abheben. Der Kern endet caudal vor dem N. infundibularis. An seinen caudalen Pol schließt sich die Area periventricularis post. unmittelbar an.

Der Nucleus dorsomedialis

Das Kerngebiet des N. dorsomedialis wird bei den kleinen Säugern beschrieben und liegt dorsal vom N. ventromedialis. Einige

kleine Ganglienzellen schieben sich näher als die des N. ventromedialis an das Ventrikelependym heran. Gurdijian hat den Namen geprägt, aber schon Cajal beschreibt ihn als *noyau supérieur*. Dieser Kern läßt sich beim Pferd nicht als charakteristisches und umschriebenes Areal abgrenzen. Gelegentlich sind Ganglienzellgruppen am dorsomedialen Pol des N. ventromedialis zu beobachten, die sich auf Grund der Beschreibung anderer Untersucher als Zellen des N. dorsomedialis ansprechen lassen. Trotzdem sie sich näher an den Ventrikel heranschieben als die Zellen des N. ventromedialis, besitzen sie zum Ependym nicht die engen Beziehungen wie die Ganglienzellen des N. infundibularis. Wegen der geringen Ausbildung der Kapsel des Hauptkernes ist auch die ventrale Abgrenzung dieses Kerngebietes außerordentlich schwierig. Auch macht die Differenzierung seiner Ganglienzellen gegenüber dem des Hauptkernes insofern Schwierigkeiten, als auch bei letzterem sich größere Ganglienzellen mit kleineren mischen, die nur schwer von denen des N. dorsomedialis zu unterscheiden sind. Auf dem Frontalschnitt (Abb. 44) läßt sich eine beinahe runde Zellsäule zwischen dorso-medialem Pol des N. ventromedialis und dem ventralen Ende des N. paraventricularis abgrenzen. Der zellfreie Hof, der den Kern vom Ependym trennt, ist schmaler als der Raum zwischen Ependym und Hauptkern. Sein oraler Pol liegt etwa auf der gleichen Höhe wie der des N. ventromedialis. Caudalwärts geht der Kern ohne scharfe Grenze in die Area periventricularis post. über.

Die Area periventricularis posterior

Die Area stellt eine Ansammlung kleiner Ganglienzellen im Bereich des caudalen Abschnittes des III. Ventrikels dar. Sie ist eine Fortsetzung der medialen Kerne N. ventro- und dorsomedialis und wird nach ventral vom N. infundibularis begrenzt. Nach lateral mischen sich die größeren Ganglienzellen des N. ventrolateralis zwischen die kleineren der Area, so daß eine lineare Abgrenzung hier nicht möglich ist (Abb. 48). In der Höhe des Eingangs in den Recessus mamillaris wird die Untermischung dieser medialen Zellgruppe mit Ganglienzellen des lateralen Feldes, vor allem mit den hier bereits auftretenden Zellen der Kerne des Corpus mamillare noch stärker (Abb. 49).

Die Aufgliederung des lateralen Feldes des Tuber cinereum

Das laterale, markreiche Feld des Tuber cinereum ist strukturell nicht so einheitlich, wie das mediale Feld. So sprechen die amerikanischen Autoren hier von einer „Area“, der „lateral hypothalamic area“. Brockhaus faßt dieses Gebiet unter der Bezeichnung Tubero-mamillar-Komplex zusammen, untergliedert jedoch in drei Hauptgruppen: Er unterscheidet neben dem eigentlichen N. tubero-mamillaris eine laterale Kerngruppe, sowie eine perifornicale Kerngruppe. Letztere teilt er nach cytoarchitektonischen Gesichtspunkten in sieben Einzelkerne auf.

Eine Beschreibung des lateralen Feldes des Tuber cinereum des Pferdes im Zusammenhang mit der Verknüpfungsfrage erscheint, wie bereits erwähnt, deswegen wichtig, weil von hier aus, wie aus Bodian- und Markscheidenpräparaten hervorgeht, zahlreiche Faserverbindungen zum medialen Feld des Tuber cinereum und sehr wahrscheinlich auch zur Hypophyse bestehen. Größtenteils passieren diese Fasern das Gebiet des N. ventromedialis und sind durch den N. infundibularis hindurch zu verfolgen (s. Abschnitt über Faserverbindungen).

Nach genauer Prüfung von Bodian- und Nisslserien glaube ich beim Pferd, wie Brockhaus am menschlichen Gehirn, eine Dreiteilung des lateralen Feldes vornehmen zu können, wobei vor allem cytoarchitektonische Gesichtspunkte eine Rolle spielen. Die drei Hauptgruppen des lateralen Feldes bestehen

1. aus dem großzelligen N. tubero-mamillaris,
2. aus einer perifornicalen Zellgruppe,
3. aus einer lateralen Zellgruppe.

Zu diesen drei Hauptgruppen tritt beim Pferd noch ein vierter selbständiger Kern, der aber wegen seiner eindeutigen neurosekretorischen Eigenschaften unter die Gruppe der neurosekretorisch tätigen Kerne eingereiht und von mir als N. paraopticus tuberis benannt wurde. Es sei darauf verwiesen, daß dieser Kern nicht mit dem N. paraopticus von Brockhaus identisch ist, weder topisch noch cytoarchitektonisch besteht hier eine Ähnlichkeit. Um dieses Kerngebiet vom N. paraopticus von Brockhaus zu unterscheiden, habe ich den Zusatz tuberis hinzugefügt. Der N. paraopticus tuberis wurde bereits an anderer Stelle ausführlich beschrieben.

Durch die uneinheitliche Struktur des lateralen Feldes ist eine topische Ordnung einzelner Kerne innerhalb der genannten drei Hauptgruppen außerordentlich schwierig. Auf den zur Orientierung beigegebenen Abbildungen ist dieses Gebiet daher durchweg mit LF (laterales Feld) bezeichnet. Nur dort, wo es z. B. zu

einer klaren Ordnung der Ganglienzellen des N. hypothalamicus lateralis kommt, ist dieser Kern besonders vermerkt.

Der N. tubero-mamillaris beherrscht vor allem die caudalen Abschnitte des lateralen Feldes. So umgeben seine großen Zellen die Markkapsel des Corpus mamillare von allen Seiten¹⁾. Weiter nach oral nimmt die Zellzahl des Kernes beträchtlich ab, doch sind einzelne Zellen bis in Höhe des oralen Poles des N. ventromedialis zu finden. Die Ganglienzellen des Kernes finden sich im gesamten lateralen Feld verstreut vor. Brockhaus meint, daß der Kern sich überall dort entwickle, „wo Platz“ ist. Diese treffende Aussage ist auch für seine Einordnung im Pferdehypothalamus bezeichnend. Seine Zellen liegen zwischen N. ventromedialis und Fornixsäule, mischen sich unter die Ganglienzellen der perifornicalen und auch der lateralen Gruppe, doch scheint ihre Zahl beim Pferd oralwärts noch schneller abzunehmen, als beim Menschen. In den oralen Abschnitten des Tuber cinereum ist er nur noch durch Einzelzellen vertreten. Eine Einwanderung seiner Zellen in die Kerngebiete des medialen Feldes konnte jedoch in keinem Fall beobachtet werden. Somit kommt er auch in keinem Fall in eine Nachbarschaft zum III. Ventrikel.

Die perifornicale Zellgruppe liegt, wie schon der Name sagt, rund um den Fornix. Brockhaus unterscheidet hier cytoarchitektonisch sieben verschiedene Kerne, die in ihrer Struktur erheblich voneinander abweichen. Eine solche Unterteilung ist für den Pferdehypothalamus nicht möglich, da es nirgends zu einer größeren Ansammlung von Ganglienzellen kommt. Das Gebiet rund um den Fornix ist aber auch beim Pferd cytoarchitektonisch recht uneinheitlich, so daß auch hier eher von einem Komplex uneinheitlicher Zellen gesprochen werden muß. Der Kürze wegen sei jedoch dieser Komplex unter dem Namen N. perifornicatus zusammengefaßt.

Die laterale Zellgruppe hingegen setzt sich vor allem in caudalen Abschnitten des Tuber cinereum aus einem wohlgeordneten einheitlichen Feld zusammen, das deswegen auch als geschlossenes Kerngebiet bezeichnet wird. Als laterales Feld sei das Gebiet zwischen Fornix einerseits und den Nuclei ventro-

¹ Nicolesco und Nicolesco belegen diese Zellansammlung um das Corpus mamillare mit einem eigenen Namen. Ihr „noyau magnocellulaire périnamillaire“ ist wohl mit dem caudalen Abschnitt des N. tubero-mamillaris identisch.

medialis und infundibularis andererseits benannt. In caudalen Abschnitten des Tuber cinereum tritt an die Stelle des Hauptkernes die Area periventricularis post. Topisch deckt sich das so gekennzeichnete Gebiet nicht mit der Einteilung von Brockhaus. An der Markkapsel des Corpus mamillare beginnend, liegt hier der N. ventrolateralis. Er ist bis in parainfundibuläre Bezirke des Tuber cinereum hinein als geschlossene Zellgruppe zu beobachten. Er grenzt medial und mediodorsal an die Kerne des medialen Feldes und ist wegen seiner einheitlichen Struktur gut von diesen abzugrenzen. Auch über den parainfundibulären Bereich des Tuber cinereum hinaus finden sich noch verstreut Ganglienzellen dieses Kernes in dem genannten Feld vor, doch kommt es hier wegen der Breitenausdehnung des N. infundibularis sehr häufig zu Vermischung der Zellen beider Kerne. Ob dieser Kern mit dem N. ventrolateralis von Spuler und Koikegami identisch ist, vermag ich nicht zu entscheiden, da Spuler keine Abbildung der Ganglienzellen dieses Kernes bringt. Topisch dürfte es sich jedoch um das gleiche Areal handeln.

Cytoarchitektonik

Der Nucleus infundibularis (Abb. 50)

Der N. infundibularis ist sicherlich identisch mit dem N. hypothalamicus ventromedialis parvocellularis von Brockhaus. Der Autor sagt von diesem, daß er „der einzige Kern des Hypothalamus sei, der ein Stück weit ins eigentliche Infundibulum herabreicht. „Neben der unmittelbaren Berührung mit dem Ependym des III. Ventrikels ist dieses eines der besonderen Merkmale des Kernes. Auch beim Pferd können seine Ganglienzellen im Bereich der inneren Zone des Infundibulum bis weit gegen die Hypophyse beobachtet werden. Der Kern besteht aus außerordentlich kleinen Ganglienzellen. Dabei handelt es sich, wie auch bei andern Arten, um kleine bipolare Zellen, deren Achse auf das Infundibulum hin eingestellt ist. Der Zellkern der Zellen ist rund und besitzt einen deutlichen Nucleolus. Genaue Beobachtungen ergeben, daß die Zellen jedoch unterschiedlich groß sind. Eine kleinere Form wechselt mit einer größeren ab, jedoch konnte ich nicht, wie Spuler beim Meerschweinchen, eine Ähnlichkeit der größeren mit den Ganglienzellen des N. ventromedialis feststellen. Auch bei den größeren Zellen handelt es sich wohl immer um bipolare Ganglien-

zellen. Die Zellen lassen nur einen schmalen Plasmasaum mit feinstäubiger Nisslsubstanz erkennen. In Bodianpräparaten sieht man innerhalb des Kernareals eine große Anzahl feiner (zum Teil märkhaltiger!) Nervenfasern, die in Achsenrichtung der Ganglienzellen auf das Infundibulum zu verlaufen. Gelegentlich kann eine Verbindung einer solchen Faser mit einer Ganglienzelle des Kernes aufgefunden werden. Zum Teil besitzen diese Fasern Ähnlichkeit mit den von Knoche beschriebenen Nodusfasern.

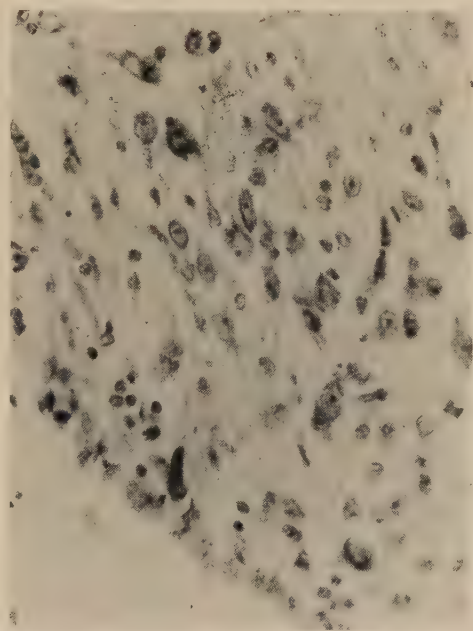


Abb. 50. Ganglienzellen des N. infundibularis, Nissl. Vergr. 320:1.

Die Ganglienzellen dieses Kernes sind primitiven Zellen embryonaler Gehirne sehr ähnlich und können mit Neuroblastenformen verglichen werden. Auch ihre engen Beziehungen zum Ependym erinnern an ein solches primitives Verhalten. Vielfach können einzelne Zellen zwischen den hier außerordentlich locker angeordneten Ependymzellen angetroffen werden. Ein weiteres Merkmal, worauf besonders auch Christ und Nowakowski hinweisen, ist das Fehlen einer isolierenden Gliafaserdeckschicht, die das Kerngebiet gegen den III. Ventrikel abdichtet. Bei der Besprechung der Faserghia (s. auch Abb. 40—42) konnte auf diese Eigentüm-

lichkeit bereits hingewiesen werden. Wie Christ mitteilt, fehlt diese Deckschicht auch im Bereiche des Recessus suprapinealis und im Bereiche des subkommissuralen Organs (Opalski 1933), im Recessus opticus und in der Area postrema.

Der Nucleus ventromedialis (Abb. 51)

Unter den Ganglienzellen des N. ventromedialis lassen sich zwei Typen unterscheiden: Eine schlanke Form mit ovalem Kern und gestrecktem Zelleib (in der Regel besitzt diese Form zwei zarte Fortsätze) und eine kräftige Form mit rundem Kern, rundlichem Zelleib, mit meistens drei kräftigen Fortsätzen. Die Nisslsubstanz

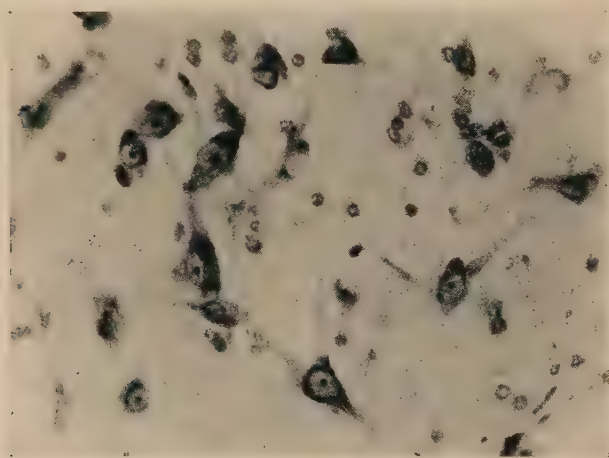


Abb. 51. Ganglienzellen des N. ventromedialis, Nissl. Vergr. 320 : 1.

ist bei beiden Formen gleichmäßig verteilt, ist aber bei den größeren Zellen reichlicher vorhanden, als bei den kleineren. Daher treten erstere im Nisslbild auch stärker hervor. Die Zellkerne beider Typen besitzen eine deutlich darstellbare Kernmembran und einen dunklen runden Nucleolus. Die Ganglienzellen sind durchweg größer als die des N. infundibularis und des N. dorsomedialis. Auch liegen sie vom Ependym des III. Ventrikels wesentlich weiter entfernt als die Ganglienzellen des N. infundibularis. Das Kerngebiet wird von zahlreichen marklosen und markhaltigen Nervenfasern durchzogen, doch ist es schwierig, eine Verbindung von Faser und Zelle im Bodianschnitt aufzufinden. Weitaus die meisten Fasern ziehen ventralwärts gegen das Infundibulum.

Der Nucleus dorsomedialis (Abb. 52)

Der außerordentlich locker gefügte Kern besteht aus sehr kleinen Ganglienzellen, die vielfach noch kleiner sind als die des N. infundibularis. In der Regel sind zwei sehr zarte Fortsätze zu erkennen. Der Zellkern ist oval und färbt sich dunkler an, als die Zellkerne des N. ventromedialis. Ein kleiner, dunkler Nucleolus ist immer zu erkennen, dagegen ist eine Kernmembran weniger deutlich zu sehen. Die Nisslsubstanz ist in dem kleinen Zelleib rund um den Kern feinstaubig verteilt. Zwischen diesen kleinen Ganglienzellen sind gelegentlich größere zu beobachten, die denen des N. ventromedialis sehr ähnlich sehen. Sehr wahrscheinlich

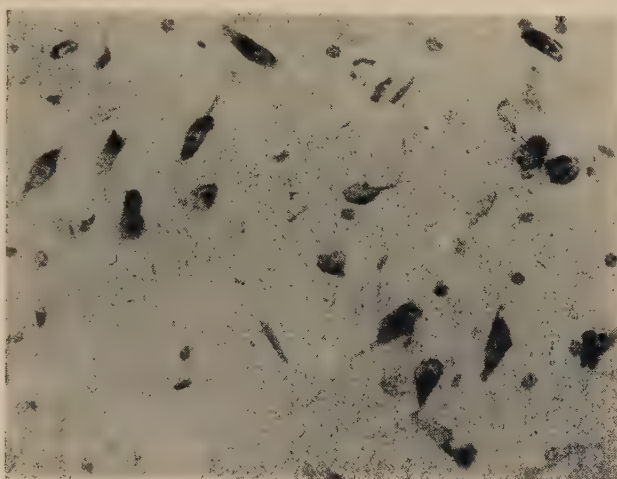


Abb. 52. Ganglienzellen des N. dorsomedialis, Nissl. Vergr. 320 : 1.

handelt es sich dabei um versprengte Zellen aus jenen Kerngebieten, das Kernareal ist wesentlich faserärmer als das des benachbarten N. ventromedialis. Eine Einstellung der Zellachsen in eine bestimmte Richtung, sowie ein ausgerichteter Faserverlauf sind hier nicht zu beobachten.

Die Area periventricularis posterior (Abb. 53)

Der caudale Abschnitt des medialen Feldes des Tuber cinereum kann auch beim Pferd nicht in Einzelkerne untergliedert werden. Das Feld ist strukturell so uneinheitlich, daß hier nur von einer Area gesprochen werden kann. Beiderseits des Ventrikels gelegen, stellt dieses Feld topisch die Fortsetzung des N. ventromedialis

caudalwärts dar. Cytoarchitektonisch hat es allerdings eher Ähnlichkeit mit den kleinzelligen Kernen des *N. infundibularis* und *N. dorsomedialis*, doch können auch noch kleinere Ganglienzellen beobachtet werden. Die Ganglienzellen sind bipolar und besitzen einen relativ großen Kern mit deutlichem runden Nucleolus und deutlicher Kernmembran. Die Fortsätze sind sowohl in Nissl- als auch in Bodianpräparaten kaum zu sehen. Daher macht das Ge-

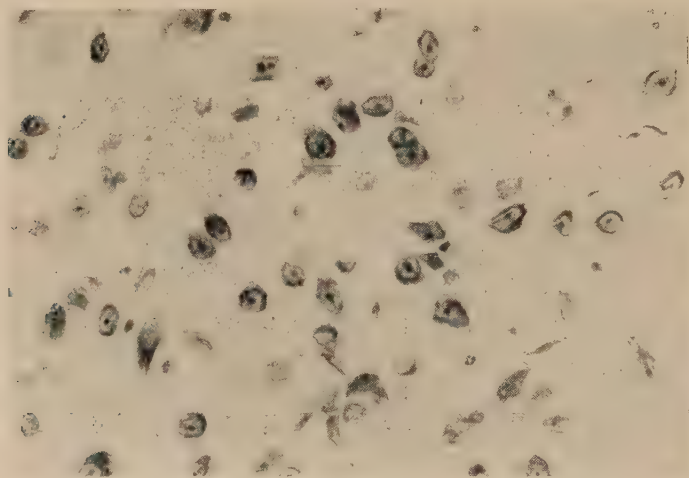


Abb. 53. Ganglienzellen der Area periventricularis posterior, Nissl. Vergr. 320:1.

biet eher den Eindruck einer Ansammlung von Rundzellen. Das eigentümliche Verhalten des Ependym, auf das Spuler hinweist, konnte im Bereich der Area auch beim Pferd beobachtet werden. Außerordentlich hohe Ependymzellen liegen hier in kontinuierlichem Verband nebeneinander. Schlauchförmige Einsenkungen dieses hypertrophierten Ependyms lassen ein Bild entstehen, das wir bei der Entwicklung tubulöser Drüsen zu sehen gewohnt sind. Ich pflichte Spuler bei, wenn er diese Bildungen mit Ependymwucherungen vergleicht, die Ariens Kappers und Mitarbeiter an Fischen, Reptilien und Vögeln beobachtet haben. Die genannten Autoren nehmen an, daß dieses Ependym sekretorisch tätig sei („sekretorisches Ependym“).

Der Nucleus tubero-mamillaris (Abb. 54)

Die im allgemeinen sehr verstreut liegenden Ganglienzellen können nur im Gebiet der Pars caudalis tuberis in einzelnen

Gruppen angetroffen werden. Es sind ausgesprochen große Ganglienzellen, etwa in der Größenordnung der Zellen des N. supra-opticus. Sie unterscheiden sich jedoch architektonisch deutlich von denen des letztgenannten Kernes. Die Nisslsubstanz ist in Form einzelner Schollen gleichmäßig über den Zelleib verteilt. Der Zellkern besitzt einen deutlichen Nucleolus, die Kernmembran ist aber etwas verwaschen konturiert. Der Zelleib ist gleichmäßiger

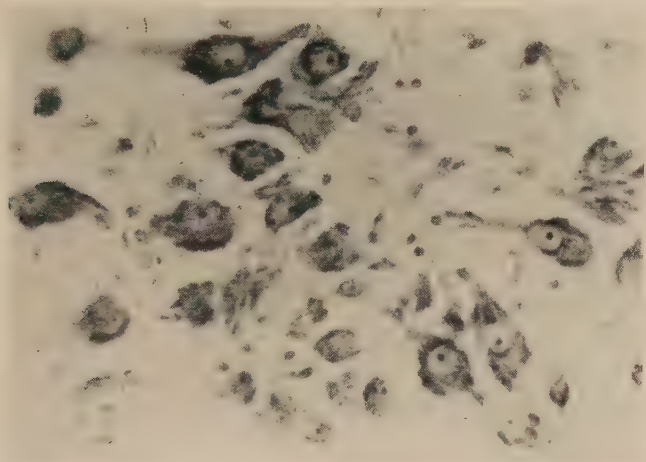


Abb. 54. Ganglienzellen des N. tubero-mamillaris, Nissl. Vergr. 320 : 1.

begrenzt und besitzt keinerlei Vakuolen und Granula, wie die Zellen der neurosekretorischen Kerne. Gewöhnlich sind zwei, bisweilen aber auch drei Fortsätze zu beobachten.

Die perifornicale Gruppe (Abb. 55)

Wie bereits im Abschnitt über die Topik beschrieben, handelt es sich hier um ein sehr uneinheitliches Gebiet rund um die Fornixsäule. Die beim Pferd als N. perifornicatus zusammengefaßten Zellen liegen verstreut, selten in kleinen Gruppen der Fornixsäule an, schieben sich auch gelegentlich zwischen ihre Faserbündel. Es handelt sich hier größtenteils um kleinere und größere Spindelzellen mit deutlichen und kräftigen Fortsätzen. Der ovale Zellkern sowie die Kernmembran sind gut darstellbar. Ein großer Nucleolus ist immer zu beobachten. In der Abb. 55, die der Gegend um den Fornix (*Fo*) entnommen ist, konnten einige dieser wenig charakteristischen Zellen in einer kleinen Gruppe zur Darstellung kommen.

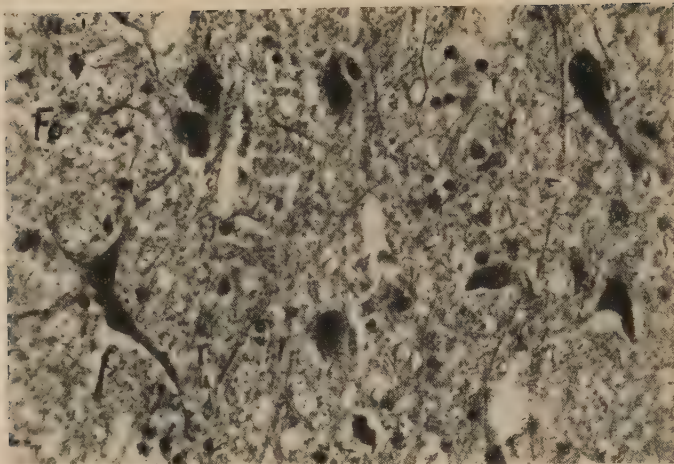


Abb. 55. Ganglienzellen des N. perifornicus, Bodian. Fo = Fornix. Vergr. 320:1.

Der Nucleus ventrolateralis (Abb. 56)

Die Ganglienzellen des N. ventrolateralis sind der Form nach sehr einheitlich und sind insbesondere in caudalen, aber auch in parainfundibulären Abschnitten des Tuber cinereum gewöhnlich als geschlossenes Kernareal anzutreffen. Es handelt sich um sehr schlanke, spindelförmige Zellen, die in der Mitte durch einen relativ großen Kern etwas aufgetrieben sind. Zwei außerordentlich grazile Fortsätze sind in größerer Länge darzustellen. Die

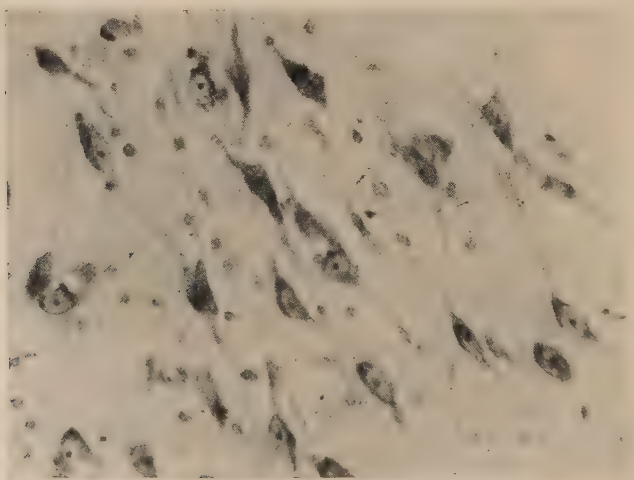


Abb. 56. Ganglienzellen des N. ventrolateralis, Nissl. Vergr. 320:1.

Nisslsubstanz ist feinstaubig im perinucleären Zellteil angeordnet. In der Mitte des Zellkernes ist immer ein kleiner, aber sehr deutlicher Nucleolus zu beobachten. Die ausgewählte Abbildung des Nisslpräparates (Abb. 56) stammt vom medialen Kernrand. Im linken Bildabschnitt sind noch zwei Ganglienzellen des angrenzenden N. infundibularis zu sehen.

Zur Frage der Kontaktfläche

Unter der Kontaktfläche verstehen Spatz und Mitarbeiter die Berührungsfläche der Pars infundibularis der Adenohypophyse mit der Trichterwand. Hier treten zwei genetisch verschiedene Anteile der Hypophyse in enge Beziehungen zueinander, die zu vielfachen Deutungen Anlaß gaben. Diese Beziehungen sind durch den Umstand gegeben, daß engmaschige Nervenfasergeflechte des Neuralteiles an Gefäße des Darmteiles herantreten. Diese Gefäße werden in der deutschen Literatur, den Angaben von Spatz folgend, allgemein „Spezialgefäße“ genannt. Ich schließe mich dieser Bezeichnung an. Wislocki und King konnten nach Injektion von sauren Vitalfarbstoffen eine Durchlässigkeit der Spezialgefäße für diese Farbstoffe feststellen. Diese Versuche werden von allen Untersuchern der Kontaktflächenfrage als Beweis für einen regen Stoffaustausch der Gefäße mit der Umgebung bewertet. Die Bedeutung dieses Stoffaustausches mit der Umgebung sehen Spatz und Mitarbeiter vor allem darin, daß die an die Gefäße herantretenden feinen nervösen Geflechte den adenohypophysären Hormongehalt des Gefäßinhaltes zu rezipieren vermögen. Die genannten Autoren halten die feinen Nervenfasergeflechte für Chemoreceptoren und glauben damit eine zentripetale Bahn vom Infundibulum zu den kleinzelligen Kernen des medialen Feldes gefunden zu haben. Harris dagegen nimmt den umgekehrten zentrifugalen Leitungsweg der hier endenden Nervenfasern an. Er glaubt, daß eine nervös-zentrifugale und eine humoral-zentrifugale Bahn kettenartig hintereinander geschaltet sind („neurovascular chain“). Die Nervenfasern sollen nach seiner Meinung einen Stoff aktivieren, der über die Kapillarschlingen („capillary loops“) in die Adenohypophyse gelangen und dort wirksam werden soll. Diese beiden konträren Thesen, die Bedeutung der genannten Strukturen betreffend, stützen sich auf das gleiche morphologische Substrat, nämlich feine Nervenfasergeflechte und Kapillarschlingen an der Kontaktfläche von Darmteil und Neuralteil des Trichters. Wegen der an diese Strukturen geknüpften Schlußfolgerungen soll in dieser Arbeit näher auf sie eingegangen werden, zumal die Verknüpfungsfrage von Hypothalamus und Hypophyse durch die unmittelbare Berührung von adeno- und neurohypophysärem Gewebe besonders bedeutungsvoll erscheint.

Da der Weg einer zusammenfassenden Darstellung des nervösen und drüsigen Anteiles der Kontaktfläche nicht gangbar ist, möchte

ich beides nacheinander beschreiben und mit der Angioarchitektonik des Infundibulum beginnen. Für das deutsche Schrifttum besitzt die Darstellung der Gefäßverhältnisse der Hypophyse, die Romeis in seinem Handbuch gibt, nach wie vor große Bedeutung. Es würde allerdings den Rahmen dieser Arbeit weit überschreiten, die Blutversorgung der gesamten Hypophyse im einzelnen darzulegen. Hier soll nur das für die Verknüpfungsfrage Wichtige herausgestellt werden.

Die Angioarchitektonik des Infundibulum

Innerhalb des Trichterbelages des Infundibulum zwischen den epithelialen Zellsträngen des adeno-hypophysären Gewebes ist schon bei mäßig starker Vergrößerung ein Gefäßkonvolut sichtbar, das Romeis den Mantelplexus genannt hat. Dieser Mantelplexus besteht beim Pferd aus Venen unterschiedlicher Größe. So liegen neben großräumigen Sinusoiden engere Gefäßstrecken. Erstere machen den Eindruck von Blutseen, die durch enge Kanalsysteme untereinander verbunden sind. Diese Venensysteme sind an die Venen des Vorderlappens angeschlossen und stellen gleichermaßen eine Fortsetzung des Venensystems der Adeno-hypophyse innerhalb des Trichterbelages dar. Besonders kompliziert erscheinen auf den ersten Blick die Verhältnisse im Bereich des *Suclus infundibularis* gelegen, da hier neben großräumigen Venen, großen Nervengeflechten, auf die an anderer Stelle eingegangen wird, auch dickwandige Arterien in Erscheinung treten. Die Arterien treten von außen her an dieser Stelle in den Trichterbelag ein und sind auch weiterhin zwischen dem Venenkonvolut des Mantelplexus zu finden. Sie sind offenbar direkte Äste der versorgenden Hypophysenarterien (*A. hypophyseos inf. und sup.*). Nach genauer Durchsicht von Frontal- und Sagittalschnittserien können für den Mantelplexus des Pferdes folgende Befunde erhoben werden: Der gesamte, als Mantelplexus zusammengefaßte Gefäßapparat stellt offenbar eine funktionelle Einheit dar, die vor allem dem Kontakt von Adeno-hypophyse und Neuralteil dienlich ist. Es hat den Anschein, daß in der Ausbildung des Trichterbelages allein das Gefäßsystem eine Bedeutung besitzt, hinter der die epithelialen Stränge adeno-hypophysärer Drüsensubstanz weit zurückstehen. Die Epithelinselfen, die oftmals große Kolloidansammlungen aufweisen, sind nur als ein genetisch bedingtes Begleitgewebe der großen Gefäße auf-

zufassen. Alle Gefäße des Infundibulum entstammen diesen Gefäßgeflechten des Trichterbelages. Durch seinen Kontakt mit adenohipophysären Gewebe ist dem Infundibulum nicht nur die einem Gehirnabschnitt zukommende Angioarchitektonik, sondern überhaupt die Verbindung zu dem kapillaren Netz des benachbarten Tuber cinereum verlorengegangen. Eine bedeutende Rolle in dem modernen Schrifttum spielen dabei Gefäßschlingen, die aus dem Venensystem des Mantelplexus entspringen und auch zu ihm zurückfinden. Diesen Spezialgefäßen (Spatz, Nowakowski, Christ u. a.) oder „capillary loops“ (Harris, Green u. a.) wird, wie bereits erwähnt, für die Verknüpfungsfrage besondere Bedeutung zugemessen. Nach meinen Beobachtungen sind, von besonderen Verhältnisse im Bereich des Sulcus infundibularis abgesehen, beim Pferd alle Infundibulargefäße Schlingen einfacher (Ansa semplice, Morin) oder komplizierter (Ansa complicata, Morin) Art. Aber nicht alle sind Spezialgefäße im Sinne von Spatz und Mitarbeitern, d. h. sie erfüllen nicht die Forderung der ausschließlichen Verbindung mit den Mantelplexusvenen und sie alle besitzen mit den feinen Fasergeflechten des gonorinegativen Systems nicht den erforderlichen Kontakt. Somit seien drei verschiedene Gefäßformen im Infundibulum beschrieben, als deren erste die wirklichen Spezialgefäße im Sinne von Spatz genannt sein sollen.

Die Kontaktfläche stellt beim Pferd nicht immer eine lineare Begrenzung beider sich berührender Anteile dar. Vielmehr können inselförmige Bezirke adenohipophysären Gewebes in der Trichterwandung und umgekehrt Inseln nervösen Gewebes im Trichterbelag gefunden werden. Die Untermischung beider Gewebsteile ist besonders intensiv in Höhe des Sulcus infundibularis, kann aber auch in anderen Bezirken der Trichterwand gefunden werden. Diese Untermischung stellt, wie noch darzulegen ist, eine bedeutende Erweiterung der Kontaktfläche dar. Abgesehen von diesen Stellen ist gewöhnlich im mikroskopischen Schnitt ein annähernd linearer Kontakt beider Gewebelemente zu beobachten. Parallel zu diesen linearen Grenzen verläuft auf der Seite des Trichterbelages ein System von venösen Kapillaren, deren Kaliber etwa dem der Spezialgefäße entspricht. Diese venösen Kapillaren bestehen, wie die Spezialgefäße, aus einem Endothelrohr, das von argentophilen Fibrillen geflechtartig umspinnen ist (Abb. 57). Ihre Wandung wird von feinen Nervenfasergeflechten der peri-

peren Zone des Infundibulum berührt. Um diesen Kontakt zu vergrößern kommt es vornehmlich im Bereiche der ventralen Trichterwandung zu einem wellenförmigen, windungsreichen Verlauf dieser randständigen Gefäße, wobei die Konvexitäten der Windungen in das zellarme, faserreiche Gewebe der peripheren Zone hineinragen. Durch weitere Erhöhung der Windungen kommen einfache Gefäßschlingen zustande, die im allgemeinen die

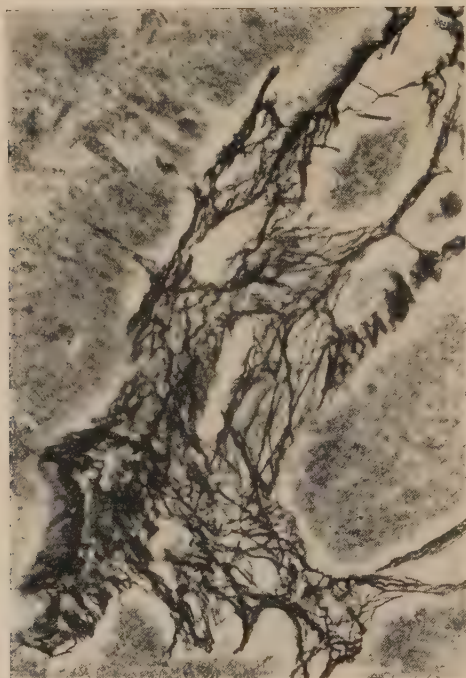


Abb. 57. Infundibulum, Perdrau. Argentophiles Fasergeflecht der Spezialgefäßwandung. Vergr. 320 : 1.

Breite der peripheren Zone des Infundibulum nicht überragen. Wie bereits gesagt, besitzen die inneren Randvenen des Mantelplexus und ihre in die periphere Zone hineinragenden Schlingen gleiches Kaliber und gleiche Wandstruktur. Die Schlingen sind allseitig von dem zellarmen Fasergewebe der peripheren Zone umgeben und stellen die Spezialgefäße I. Ordnung dar (Abb. 58). Bei diesen Schlingen handelt es sich meistens um einfache (Ansa semplice, Morin), aber auch um solche, bei denen der eine Schenkel der Schlinge um den anderen mehrfach gewunden ist

(Ansa complicata, Morin). Während die Spezialgefäße I. Ordnung die periphere Zone der Trichterwandung „versorgen“, ragen andere über die Zwischenzone hinaus bis in die zentrale Zone des Infundibulum hinein (vgl. S. 314 über die Unterteilung der Trichterwandung). Auch sie entstehen gleichermaßen aus dem inneren Randvenengeflecht, wie die Spezialgefäße I. Ordnung. Ich nenne sie Spezialgefäße II. Ordnung (Abb. 59). Sie sind nicht so

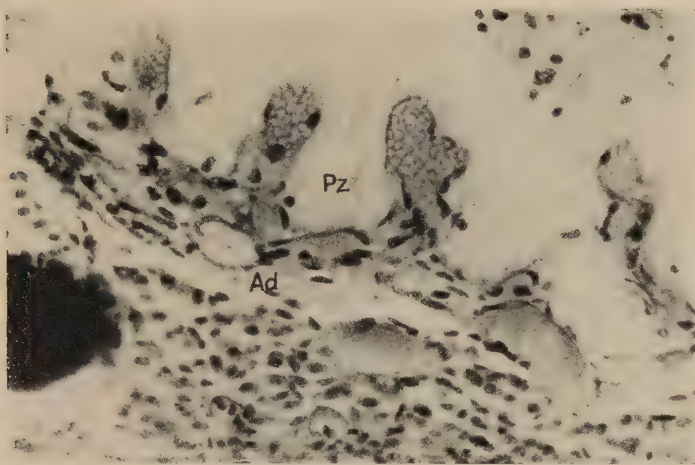


Abb. 58. Spezialgefäße I. Ordnung an der Kontaktfläche. Die einfachen Schlingen liegen innerhalb der peripheren Zone des Infundivulum und stehen mit dem inneren Randvenengeflecht des Mantelplexus in Verbindung. PZ = periphere Zone, Ad = Pars infundibularis der Adenohypophyse.

Azan. Vergr. 320 : 1.

zahlreich wie die ersteren, aber bestehen, soweit ich beobachten konnte, immer aus einer ansa complicata. Sie vergrößern beträchtlich die Kontaktfläche, sind aber venöse Kapillaren, wie die vorigen und besitzen wie diese keine nennenswerten Umscheidungen von Bindegewebe oder gar Glia. Ihre Wandlung besteht, das sei nochmals betont, aus einem von argentophilen Fibrillen umsponnenen Endothelrohr. Oftmals teilen sich die Spezialgefäße II. Ordnung in zwei Äste, so daß eine T- oder Y-Form resultiert, wobei die Äste wiederum mehrfach gewunden sind. Auch können die Scheitel dieser Schlingen engmaschig gewunden sein. Sie erhalten dadurch eine büschelförmige Form. Selten reichen die Schlingenscheitel bis in die zentrale Zone der Trichterwandung. Bei Befunden dieser Art am Ependym handelt es sich in der Mehrzahl der Fälle um angeschnittene Teile von venösen Schenkeln

anderer Gefäße der Trichterwandung. Die Schlingen sind somit Bestandteile der Mantelplexusvenen. Wie erwähnt, stellen diese Venen eine Fortsetzung des adenohipophysären Venensystems in den Trichterbelag dar, sie führen somit adenohipophysäres Blut.

Hämodynamisch gesehen bedeuten die weiten Sinusoide, die in die Strombahn eingeschaltet sind, eine weitere Verlangsamung der Strömung. Die Strömung in diesen Gefäßen müßte mit dieser geringfügigen vis a tergo gleichsam zum Erliegen kommen, wenn nicht Einrichtungen besonderer Art für eine Beschleunigung der Strömung sorgen würden. So finden sich innerhalb des Mantel-

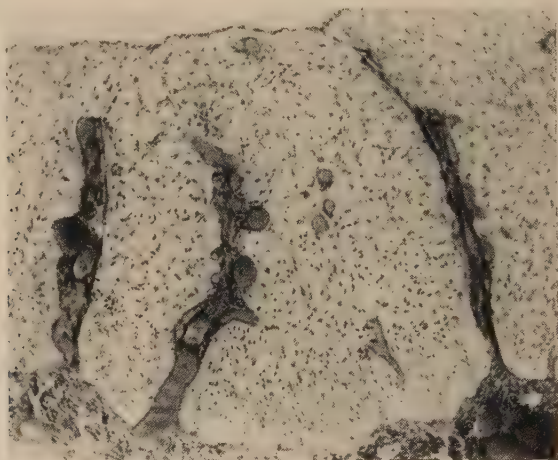


Abb. 59. Infundibulum, Azan. Spezialgefäße II. Ordnung
(Ansa complicata). Vergr. 70 : 1.

plexus zwischen den dort liegenden Arterien und Venen regelmäßig arterio-venöse Anastomosen, die nach dem Prinzip der Blutstrahlsaugpumpen arbeiten (Abb. 60). Der Ausdruck Blutstrahlsaugpumpen wurde von Pfeifer geprägt und ist nach meiner Ansicht für das hämodynamische Prinzip der Mantelplexusgefäße bezeichnend. Hier wird, um mit Pfeifers Worten zu sprechen, „in den Arterien strömendes Blut der Nutrition entzogen und als Antriebsmittel für stagnierendes Blut abgezweigt“.

Doch noch andere Zweckvorrichtungen des Kreislaufes sind an diesem Gefäßsystem zu beobachten: Die im Bereich des Sulcus infundibularis in den Trichterbelag eintretenden Arterien verändern ihre Struktur teilweise schon vor ihrem Eintritt, teilweise erst innerhalb der Pars infundibularis. Nur selten finden sich

hier arterielle Gefäße mit normal gebauter Media vor. Die spindelförmigen glatten Muskelzellen der Gefäßmedia werden durch epitheloid modifizierte, myofibrillenarme Zellen ersetzt. Gelegentlich finden sich in der Nähe der Gefäßwandung einzelne im Azanpräparat blaßviolett gefärbte Zellen, die sich von den Drüsenepithelien des Trichterbelages deutlich unterscheiden. Es liegt nahe, diese Zellen mit ähnlichen zu vergleichen, die von *Becher* in der Nähe der vasa afferentia der Niere beschrieben wurden. Diese Zellen liegen hier einzeln oder auch in Gruppen zu zweien und dreien nebeneinander. Auch *Romeis* konnte an den Ge-

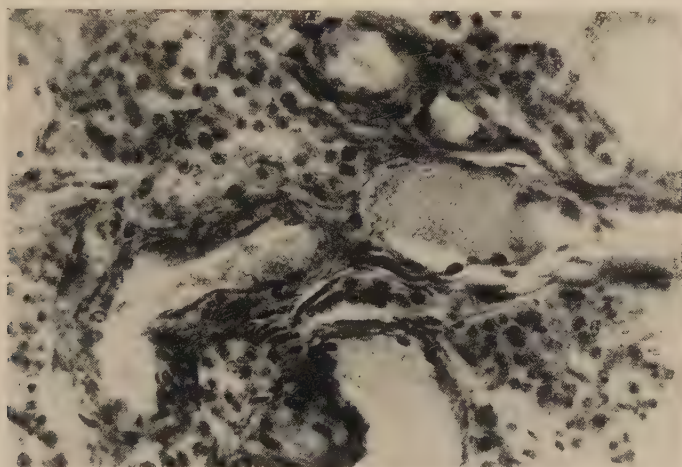


Abb. 60. Infundibulum, Azan. Arterio-venöse Anastomose im Trichterbelag. Vergr. 320:1.

fäßen des Plexus intermedius der Hypophyse ähnliche Beobachtungen machen. *Becher* nimmt an, daß durch solche Zellen Stoffe produziert werden, die in die Gruppe der sogenannten H-Substanzen gehören und auf die epitheloiden Zellen der Gefäßmedia quellend einwirken und damit strombahnregulierend eingreifen. Neben diesen epitheloidzelligen arteriellen Gefäßen kommen auch solche mit glattmuskelzelliger Wandung vor, die aber an Zahl hinter den ersteren zurücktreten, von ihnen soll weiter unten noch die Rede sein. Doch nicht nur die Arterien des Trichterbelages besitzen derartige strömungsregulierende Einrichtungen, sondern auch die Venen. Die weiten sinusoiden Venen des Mantelplexus sind sicherlich Blutdepots. Aus ihnen kann, wie bereits gesagt, mittels der arterio-venösen Anastomosen nach dem

Prinzip der Blutstrahlsaugpumpen das stagnierende Blut wieder dem Kreislauf zugeführt werden. Wie aber Beobachtungen an Schnittserien ergeben, sind diese Blutseen oftmals untereinander durch kleinkalibrige Gefäße verbunden oder stehen durch ebensolche in Verbindung mit dem inneren Randgeflecht, aus dem die Spezialgefäße hervorgehen. Diesen Verbindungen der Venen untereinander habe ich ebenfalls besondere Aufmerksamkeit ge-

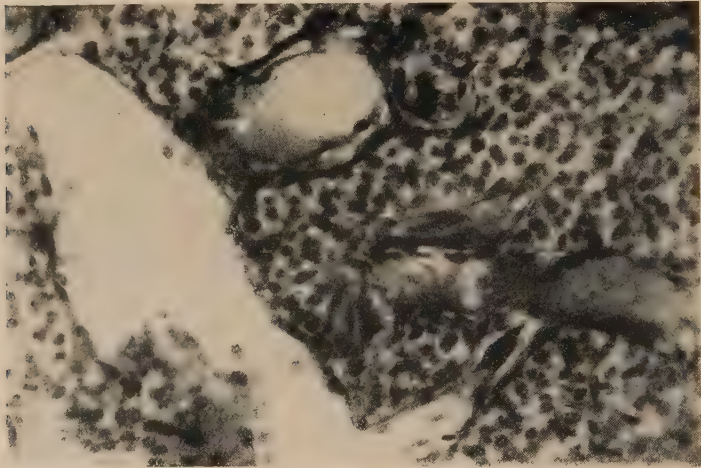


Abb. 61. Infundibulum, Acan. Zwei epithelioid modifizierte Sperren zwischen einem großen Sinusoid und kleineren Venen des Mantelplexus. Die obere Sperre ist weit geöffnet, während die untere nahezu geschlossen ist. Vergr. 320 : 1.

schenkt. Ich konnte beobachten, daß die Sinusoide durch Sperr-einrichtungen vom übrigen Kreislauf abgetrennt und somit zeitweilig ausgeschaltet werden können. Erst nach Öffnung einer solchen Sperre zwischen den Sinusoiden und der übrigen Strombahn vermag das hier lagernde Blut nach Bedarf den Kreislauf wieder aufzufüllen. Die Abb. 61 zeigt eine solche Sperre zwischen einem Sinusoid und einer kleinkalibrigen Vene. Die Sperre besitzt in ihrer Wandung ebenfalls epitheloide Zellen, die durch Quellung die Verbindung des großen Venensees mit der kleineren Anschlußvene zu verschließen und durch Entquellung zu öffnen vermögen. All diese Einrichtungen dienen der Strombahn, in deren Nebenschluß die Spezialgefäße eingebaut sind. Es ist unter dem Eindruck solcher Befunde schwer, den gesamten Mantelplexus anders zu sehen als ein System, dem besondere und wich-

tige Aufgaben, nämlich die Durchblutung der nervösen Trichterwandung gestellt sind.

An das Gefäßsystem des Trichterbelages sind aber nicht nur die genannten Spezialgefäße I. und II. Ordnung angeschlossen, sondern auch andere in das Infundibulum eindringende Gefäße, die auf den ersten Blick große Ähnlichkeit mit den Spezialgefäßen haben, aber doch ganz anders gebaut sind und auch wohl anderen Aufgaben dienen. Für eine Chemorezeption von Stoffen, die aus der Adenohypophyse stammen, an der Wandung der Spezialgefäße durch besondere Nervenfasergeflechte, war der Beweis der unmittelbaren Verbindung der Spezialgefäße mit den Venen des Mantelplexus erforderlich. Gefäße, die ihr Blut nicht von den Plexusvenen her erhalten, sondern es nur dahin abführen, sind keine Spezialgefäße. Aber auch sie kommen in großer Zahl vor. Diese Gefäße besitzen einen arteriellen und mehrere venöse Schenkel. Sie sind dem Bau und wohl auch der Funktion nach mit den Exhaustergefäßen Pfeifers zu vergleichen. Spanner hat diese Gefäße auch gesehen. Er hält sie für Spezialgefäße, wie überhaupt er den Bau eines Spezialgefäßes als aus einem arteriellen und einem venösen Schenkel bestehend darstellt. Das ist nach meiner Meinung nicht richtig. Auch Green bildet im Schema die capillary loops in gleicher Weise ab. Diejenigen Untersucher, die mit Injektionsmethoden arbeiten, oder die Infundibulargefäße mittels Blutfarbstoffmethoden (z. B. Slonimski-Cunge) darstellen, kann der Unterschied zwischen den Spezialgefäßen und den übrigen Infundibulargefäßen wohlmöglich entgangen sein. Da bei Injektionsmethoden sich durch die zahlreichen arteriovenösen Anastomosen auch der arterielle Schenkel dieser Gefäße füllen muß. Nach den Abbildungen Nowakowskis, Wislockis und Greens z. B. läßt es sich nur schwer entscheiden, welcher Art die hier dargestellten Gefäße sind. Auch aus der Abb. 62, die nach einem Markscheidenpräparat angefertigt wurde, geht es nicht ohne weiteres hervor, ob die hier dargestellten Gefäßschlingen wirkliche Spezialgefäße sind. Andere histologische Methoden müssen zur genauen Untersuchung und Kennzeichnung der Gefäße zu Hilfe genommen werden.

Der arterielle Schenkel dieser Exhaustergefäße besteht aus einer Arteriole mit epitheloider Media. Diese Arteriole entstammt dem im Mantelplexus liegenden Arterien, deren Zuflußgebiet im Bereich des Sulcus infundibularis zu suchen ist. Von hierher kommt

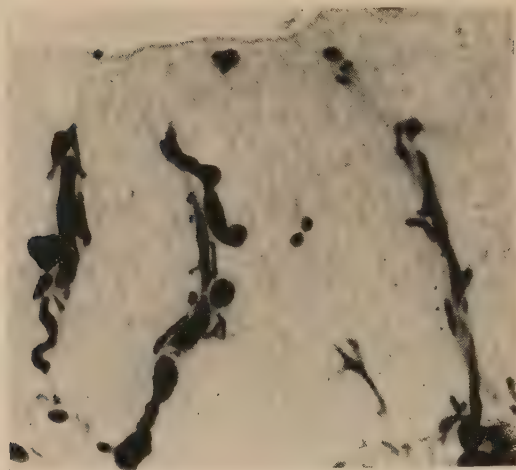


Abb. 62. Darstellung von Schlingengefäßen des Infundibulum nach Markscheidenfärbung (Bacsich). Vergr. 70 : 1.



Abb. 63.

Infundibulum, Azan. Abgang eines Exhaustergefäßes aus einer epithelioid modifizierten Arterie innerhalb des Mantelplexus. Neben der hier weit gestellten Arterie erkennt man weite randständige venöse Schlingen, die mit dem Gefäß auf die Ependymgrenze zu verlaufen. Vergr. 70 : 1.

kein adeno-hypophysäres Blut. Die Arteriole dieses Gefäßbaumes kann je nach dem Quellungs-zustand ihrer Media mal ein sehr enges, mal ein sehr weites Lumen aufweisen. Die Abb. 63 zeigt ein solches Gefäß mit weiter Lichtung. Wie aus den Abbildungen hervorgeht, kommt das Gefäß von einer epithelioid modifizierten

Arterie des Mantelplexus und steigt bis an die Ependymgrenze aufwärts. Das Gefäß ist, wie das häufig zu beobachten ist, von adenohypophysärem Drüsengewebe des Trichterbelages ein Stück weit begleitet. Der Verlauf des Gefäßes ist in den Abbildungen durch den Schnitt nicht ganz dargestellt, doch erkennt man an seinem oberen Ende in der Abb. 63 deutlich die Querschnitte der abführenden Begleitvenen. Diese Gefäße reichen immer weit in das Infundibulum hinein, in der Regel bis an die Ependymgrenze. Dort ist auch der Übergang des arteriellen Schenkels in den venösen zu finden, wie die Abb. 64 zeigt. Bei diesen Übergängen,

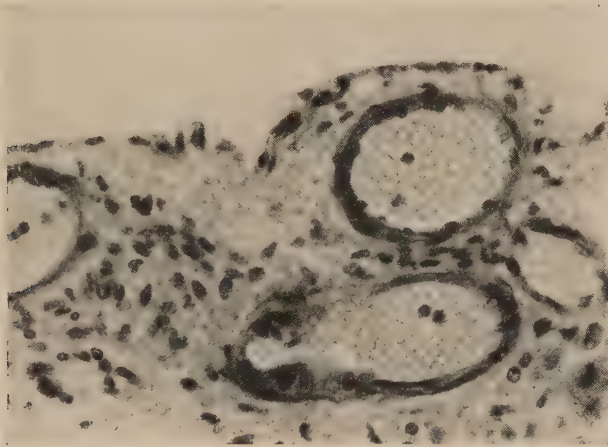


Abb. 64. Infundibulum, Azan. Extrakapilläre arteriovenöse Anastomose am Scheitel eines Exhaustergefäßes unterhalb des Ependym.
Vergr. 320 : 1.

die in reichlichem Maße unterhalb des Ependyms zu beobachten sind, handelt es sich um echte extrakapilläre Anastomosen. Die Abb. 64 zeigt den quergeschnittenen Scheitel einer solchen Anastomose. Im linken Teil der Abb. 64 besitzt dieser Gefäßscheitel noch den typischen Bau einer Arteriole mit epitheloiden Zellen, während der rechte Teil bereits der abführenden Venule angehört, die ihren Anschluß an das innere Randvenengeflecht des Mantelplexus findet. Während Exhaustergefäße dieser Art vor allem zwischen den Spezialgefäßen der ventralen und ventrolateralen Wand, aber gelegentlich auch in der dorsalen Wand des distalen Trichterabschnittes vorkommen, finden sich in der Nähe des Trichteransatzes am Tuber cinereum eigentümliche Modifikatio-

nen dieser Gefäßart. Bei diesen Gefäßen fällt im Azanpräparat sofort ihre außerordentlich mächtige Scheide aus grobbündeligen kollagenen Fibrillen auf, die sich, tiefblau gefärbt kontrastierend aus der hellen Umgebung des Trichtergewebes abhebt. Etwa in Höhe des Sulcus infundibularis sind Schnitte, wie der in der Abb. 65 dargestellte mehrfach zu finden. Inmitten der kollagenen Scheide liegen eine, manchmal auch zwei oder drei kleine Arteriolen von normalem Typus, d. h. mit glattmuskulzelliger Media. Epitheloidzellige Gefäße habe ich hier nicht angetroffen. Den Rand

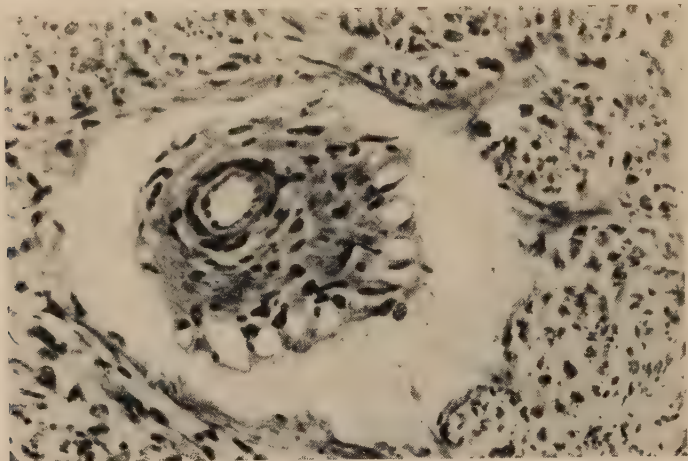


Abb. 65. Infundibulum, Bodian. Querschnitt eines Exhaustergefäßes II. Typus. Innerhalb der starken kollagenen Scheide erkennt man das arterielle Gefäß mit glattmuskulzelliger Wandung. In der Peripherie der Scheide liegen zahlreiche venöse Kapillaren. Der Spalt zwischen dem Gefäßbündel und dem angrenzenden Gewebe des Infundibulum ist artifiziell. Vergr. 320:1.

dieser kollagenen Scheide der Arterie halten zahlreiche weite venöse Kapillaren besetzt, die unmittelbar Kontakt zur Umgebung, d. h. zum nervösen Parenchym des Trichters haben. Gegen das Ependym des Recessus infundibuli zu verliert sich die Scheide allmählich bis auf wenige kollagene Faserzüge. Dort findet ein plötzlicher Übergang des arteriellen Gefäßes in die venösen Kapillaren statt, wie es bereits bei dem ersten Typus der Exhaustergefäße beschrieben wurde. Derart feine Nervenfasergeflechte, wie an den Spezialgefäßen, sind hier nicht zu beobachten. Da diese Gefäße baulich ebenfalls mit den Exhaustergefäßen Pfeifers übereinstimmen, will ich auch hier bei dieser Bezeichnung bleiben und sie Exhaustergefäße II. Typus nennen. Der Autor vergleicht diese Gefäße mit Eandartern des Zahnfleisches und findet nicht

nur morphologisch, sondern auch funktionell eine Analogie zum Gefäßapparat der Darmzotte. Durch den plötzlichen Übergang des arteriellen Gefäßes in die weiten venösen Kapillaren kommt es zu einer Stromverlangsamung und damit zu einer Saugwirkung auf die Umgebung. Auch ist nach der Meinung Pfeifers durch die längere Verweildauer des Blutes in den Venen ein Stoffaustausch mit der Umgebung unter gleichzeitiger Saugwirkung möglich. Diese These über den funktionellen Wert der Exhaustergefäße erhält eine weitere Stütze durch die Morphologie der Trichterwandung. Reichen doch die derartig zusammengesetzten Gefäßkomplexe über die zentrale Zone des Trichters hinaus bis an das Ependym. Sie beherrschen damit Abschnitte der Trichterwandung, in denen sich bereits im Bodianpräparat Grevingsche Inseln, sowie zahlreiche Endigungen der neurosekretorischen Fasern und Sekretschlingen mit Herringkörpern befinden. In Gomoripräparaten (vgl. Abb. 29) beobachtet man an diesen Stellen Ansammlungen von gomoripositiven Massen, die in der Umgebung der eigentlichen Spezialgefäße vermißt werden. Diese Situation berechtigt zu der Annahme, daß durch die Saugwirkung der Exhaustergefäße das in der Wand des Infundibulum produzierte Neurosekret abtransportiert wird. Warum im Bereich des proximalen Abschnittes des Trichters die Exhaustergefäße mit einer derart festen kollagenen Scheide umgeben sind, die sie andernorts in dieser Form entbehren, ist schwer zu erklären. Sicherlich liegen hier mechanische Ursachen zugrunde. Einmal kann durch eine derartige Gefäßscheide eine Einwirkung der Pulsation der Gefäße auf benachbarte Gehirnabschnitte des Tubercinereum verhindert werden, das andere Mal sind aber auch einer maximalen Erweiterung des arteriellen Gefäßes hierdurch Grenzen gesetzt. Es erscheint die Tendenz vorherrschend, durch möglichst starke Spannung der Gefäßwand die Lichtung des Gefäßes eng zu halten und durch eine so erreichte große Strömungsbeschleunigung im arteriellen Schenkel des Gefäßes eine maximale Saugwirkung zu erzielen. Die knopfartig in die Lichtung der Arteriolen vorspringenden Endothelkerne deuten diese Wandspannung des Gefäßes ebenfalls an. Regelmäßig finden sich am proximalen Ende des Recessus infundibuli am Übergang zum III. Ventrikel unter dem Ependym besonders große arteriovenöse Anastomosen (Abb. 66).

Zusammenfassend ist zu sagen, daß die Wände des Infundibulum von drei verschiedenen Gefäßen versorgt werden:

1. den Spezialgefäßen I. und II. Ordnung, im Nebenschluß an die Venen des Mantelplexus angeschlossen;
2. den Exhaustergefäßen I. Typus mit schwacher bindegewebiger Scheide und
3. den Exhaustergefäßen II. Typus mit starker bindegewebiger Scheide.

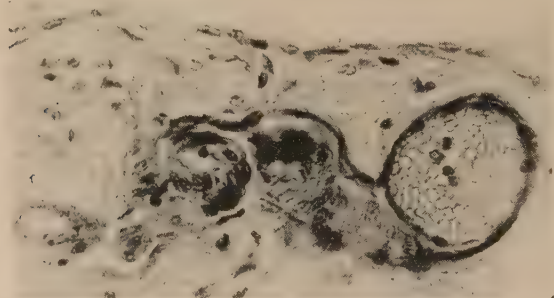


Abb. 66. Infundibulum, Azan. Arteriovenöse Anastomose am Scheitel eines Exhaustergefäßes unterhalb des Ependym.
Vergr. 320 : 1.

Die Kreislaufregulation dieses Hypophysenabschnittes geht aus der innigen Verknüpfung der Infundibulargefäße mit dem Mantelplexus und aus dem Einbau zahlreicher Regulationsmechanismen hervor. Der Mantelplexus besteht, wie bereits erwähnt, aus großen sinusoiden Venen, die sowohl mit dem Kapillarnetz der Adenohypophyse als auch mit den im Sulcus infundibularis an den Stiel herantretenden Basilarvenen Verbindung haben. Die Strömung kann, da es sich hier um klappenlose Venen handelt, sowohl zur einen, wie zur anderen Seite gerichtet sein. Außerdem sind, wie ebenfalls beschrieben, in dieses Venengeflecht Arterien verschiedener Bauart eingelagert. Der arterielle Zufluß kommt ebenfalls aus dem Gebiet des Sulcus infundibularis von stärkeren, von außen an die Hypophyse herantretenden Stämmen der Aa. hypophyseos sup. und inf. her. Die Abbildung 67 zeigt einen Aufblick auf die basale Fläche des hier zur Rede stehenden Zwischenhirngebietes. Man erkennt deutlich die starken Venen des Trichterbelages in der Trichterwand und die im Bereich des Sulcus infundibularis (SI) eintretenden Gefäße. Gegen den Sulcus in-

fundibularis hin verlieren sich die Gefäße des Mantelplexus in der Tiefe. Sie besitzen, wie ich aus den Schnittserien ersehen konnte, keine namhafte Verbindung zum Tuber cinereum. Von einem Pfortadersystem im Sinne von Popa und Fielding und Spanner kann beim Pferd keine Rede sein. Die genannten Autoren nehmen an, daß die großen Venen des Mantelplexus Verbindungen zwischen dem Kapillarnetz des Hypothalamus und dem der Adenohypophyse herstellen und somit Pfortadern im Sinne des funktionellen Leberkreislaufes sind. Während Popa

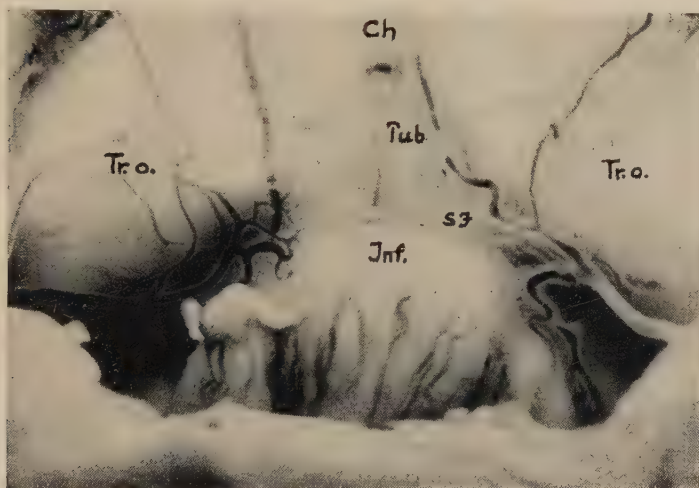


Abb. 67. Aufblick auf die Zwischenhirnbasis. *Inf.* = Infundibulum, *SI* = Sulcus infundibularis, *Tub.* = Tuber cinereum, *Ch* = Chiasma, *Tr. o.* = Tractus opticus.

und Fielding sogar eine zwischenhirnwärts gerichtete Strömungsrichtung annehmen, glaubt Spanner, daß sie in beiden Richtungen durchströmbar sind. Ich muß mich auf Grund meiner Befunde am Pferd eher der Anschauung von Wislocki und King anschließen, die keine nennenswerten Verbindungen zwischen den vegetativen Zentren des Hypothalamus und dem Hypophysenstiel feststellen konnten. Diese Autoren nehmen jedoch für die Mantelplexusvenen ebenfalls zwei Verteilungsnetze an. Das primäre Netz ist nach ihrer Meinung das Gefäßsystem des Stieles, das sekundäre das Kapillarnetz der Adenohypophyse. Sie halten damit am Begriff eines Pfortadersystems fest. Dahingehend bin ich jedoch mit Spatz im Zweifel, ob die Bezeichnung „Pfortader“ hier überhaupt eine Berechtigung besitzt. Der funktionelle

Wert und die Bedeutung dieses Venengeflechtes im Trichterbelag liegt auf Grund meiner Befunde darin, daß adeno-hypophysäres Blut der Trichterwandung zugeleitet wird und daß in der Trichterwandung produzierte Stoffe abgeleitet werden. Diese beiden Leistungen des Kreislaufes ergeben sich aus der Struktur der Gefäße. Welchen anderen Sinn sollte es aber haben, adeno-hypophysäres Blut in weiten Kapillaren durch die Trichterwand zu schicken, wenn nicht hier ein Kontakt zwischen diesem und den übrigen Bauelementen der Trichterwand erreicht werden sollte. Diese Bauelemente der Trichterwand sind das nervöse Parenchym. Sicherlich läßt sich aus der Struktur der kontakt-suchenden Nervenfasernetze an den Gefäßen nicht die Leitungs-richtung der Fasern erkennen, doch glaube ich, daß hier die analytische Betrachtung des Gesamtgefüges die funktionelle Eigentümlichkeit der Kontaktfläche in etwa aufdecken kann. Für eine humoral-zentrifugale Leitung der hier endenden Nervenfasern im Sinne von Harris würde der Befund von Exhaustergefäßen sprechen, die vermöge ihrer Leistung (Saugwirkung) die durch das Nervenfasergeflecht aktivierten Stoffe dem adeno-hypophysären Parenchym zuführen können. Innerhalb der „neuro-vascular chain“ würden diese Gefäße geradezu ideale Organe des vasculären Abschnittes der Kette darstellen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß ein Teil der Exhaustergefäße, nämlich diejenigen ohne eine derbere bindegewebige Scheide, in diesem Sinne tätig ist. Doch werden sicherlich auch Stoffe des „gomoripositiven“ Systems durch diese Gefäße abtransportiert. Das ergibt sich aus der Länge der Gefäße und ihrer Syntopie mit den einzelnen Elementen dieses Systems innerhalb der zentralen und inneren Zone der Trichterwandung. Die reinen Spezialgefäße jedoch, die im Nebenschluß mit den Plexusvenen verbunden sind, sind hämodynamisch zu solchen Leistungen gar nicht in der Lage. Das in ihren weiten kapillaren Schenkeln langsam strömende Blut kann dagegen durch die in großer Zahl an ihren Wandungen festzustellenden feinen nervösen Fasernetze auf seine Zusammensetzung „abgetastet“ werden, zumal durch die im Mantelplexus eingebauten Regulationsmechanismen die Strömungsgeschwindigkeit des Gefäßinhaltes jeder Zeit bis zur Stagnation herabgesetzt werden kann. Dadurch kommt es nach meiner Ansicht zu einem funktionellen Oedem in der Gefäßumgebung, mitten in die feinen Faserplexus hinein. Gewisse Strukturen der Gefäßumgebung

auf die ich noch eingehen werde, deuten ebenfalls darauf hin. Diese Eigentümlichkeiten des Gefäßaufbaus und der Gefäßverknüpfung, sowie der Einbau der genannten Regulationsmechanismen sprechen dafür, daß es an den Spezialgefäßen, wie auch an den mit dem nervösen Parenchym in direkter Berührung stehenden inneren Randgeflechten des Mantelplexus zu einer chemischen Rezeption durch die hier liegenden nervösen Fasernetze kommt.

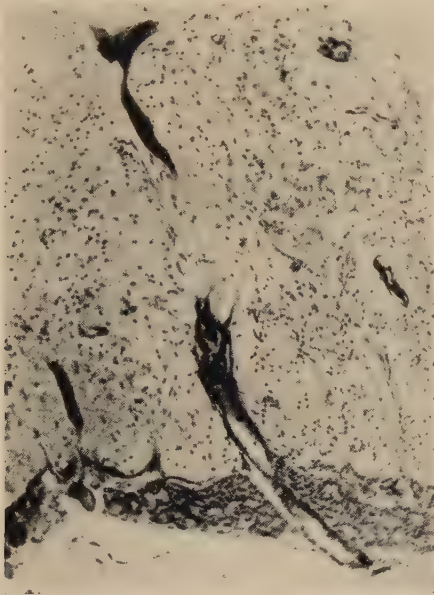


Abb. 68. Tuber cinereum, Azan. Eintritt einer Arterie in das Tuber cinereum. Vergr. 70 : 1.

Angioarchitektonisch unterscheidet sich demnach die Trichterwand stark vom Kapillarnetz des Hypothalamus, wie auch von dem der Hypophyse. Die Gefäße des Infundibulum sind echte Schlingen und Endarterien. In den beiden anderen Gebieten aber handelt es sich um Netze. Dabei haben die Gefäße des Hypothalamus den Charakter typischer Gehirngefäße. Diese erhalten ihren Zufluß von den großen Gefäßen der Gehirnbasis. Die Abb. 68 soll als Beispiel für den Eintritt und den Verlauf einer Gehirnarterie dienen. Wie aus der Abbildung ersichtlich liegt das Zuflußgebiet für die basalen Abschnitte des Hypothalamus ebenfalls im Bereich des Sulcus infundibularis. Die Gefäße passieren da-

bei den Trichterbelag und gelangen so in das Tuber cinereum. Solche Abbildungen ließen sich in beliebiger Zahl vermehren, ohne daß aus ihnen eine Verknüpfung der im Trichterbelag liegenden Mantelplexusgefäße mit denen des Hypothalamus nachzuweisen wäre. Ich halte jedoch bei Gefäßinjektionen, die den Mantelplexus füllen, auch eine Füllung der Begleitvene eines solchen Gefäßes, wie es die Abbildung 68 zeigt, für möglich, da im Bereiche des Sulcus infundibularis gelegentlich Verbindungen, meistens aber extracerebraler Art zwischen den Abflußvenen des Mantelplexus und den hier austretenden Hypothalamusvenen gefunden werden können. Diese gelegentlichen Befunde berechtigen aber keineswegs zu der Annahme eines Pfortaderkreislaufes.

Der nervöse Teil der Kontaktfläche

An Hand von Gomoripräparaten konnte im vorhergehenden aus- gesagt werden, daß neben dem gomoripositiven System im Infundibulum Fasersysteme zu finden sind, in deren Bereich keine Gomorigranula auftritt. Spatz spricht von einem „gomorinegativen“ System. Aber nicht nur durch sein Verhalten zur Gomorifärbung unterscheidet sich dieser Teil des nervösen Parenchyms vom neurosekretorischen System, sondern besonders auch durch die Feinheit seiner Nervenfasern. Die Tatsache, daß es sich hier um außerordentlich feine Nervenfasern handelt, spricht dafür, daß diese aus hypophysennahen Kerngebieten stammen. Die Herkunft dieser Fasern von den Kernen des medialen Feldes wurde im Kapitel über die Faserverbindungen besprochen. Die Endigungen dieser Fasern konnten auch beim Pferd in Form feiner Netze an der Kontaktfläche nachgewiesen werden. Befunde, die kürzlich durch Mitarbeiter von Spatz an Versuchstieren, wie Katze (Nowakowski), Meerschweinchen (Spuler), sowie beim Menschen von Christ dargelegt werden konnten. Die Arbeiten der genannten Autoren schließen an Gedanken von Spatz an, die dieser in seinen Arbeiten über die Bedeutung des Tuber cinereum für das Zustandekommen der Geschlechtsreifung (Bustamante, Spatz, Weisschedel) äußerte und die er in letzter Zeit in Arbeiten über die Verknüpfungsfrage (1951, 1953) von Hypophyse und Hypothalamus erneut zum Gegenstand seiner Forschung machte. In Zusammenarbeit mit Diepen und V. Gaupp (1948) stellt er erstmalig eine Arbeitshypothese über die zentripetale Leitung der feinen, beim Kaninchen marklosen Nervenfasern, die neben den groben Bündeln des Tractus supraoptico-hypophyseus den Hypophysenstiel durchziehen, auf. Bereits in dieser Arbeit spricht er von einem Plexus dieser Fasern, als einem Organ, „das auf die Produkte der Adenohypophyse wie ein Chemorezeptor eingestellt ist“. Der Autor führt Cajal an, der bereits 1894 und 1911 die Neurohypophyse als ein „organ sensoriel“ bezeichnet und damit von der zentripetalen Leitung der hier zur Beobachtung kommenden

Fasern überzeugt war. Auch Vazquez-Lopez, der ebenfalls die Neurohypophyse des Pferdes untersuchte, sieht in der Neurohypophyse einen großen chemo- und pressorezeptorischen Apparat, der die Aufgabe hat, dem Hypothalamus Erregungen zuzuführen. Es sind sehr viele Diskussionen darüber geführt worden, sie sind zur Zeit keineswegs als beendet anzusehen, ob nicht alle das Infundibulum durchziehende Nervenfasern der Innervation der Hypophyse, auch der Adenohypophyse, dienlich seien. Die Leistungen des Tractus supraoptico-hypophyseus sind durch die Untersuchungen der letzten Jahre (Scharrer, Bargmann) erkannt und dürften im wesentlichen neurosekretorischer Art sein. Über Beziehungen dieses Systems zur Adenohypophyse liegen keinerlei Anhaltspunkte vor. Es verbleiben die zur Rede stehenden Fasern des gomorinegativen Systems. Von den meisten Untersuchern, insbesondere von Spatz und Mitarbeitern, konnten nach sorgfältiger Kontrolle, keine oder nur sehr wenige Nervenfasern gefunden werden, die die Kontaktfläche zur Adenohypophyse überschreiten. Die genannten Autoren weisen immer wieder darauf hin, daß die Innervation der Adenohypophyse peripherer Art sei und entsprechend der Innervation inkretorischer Organe vom autonomen Nervensystem her erfolge. Fasern des Sympathicus vom Carotisgeflecht stammend, sind mehrfach nachgewiesen worden.

Nach ersten Untersuchungen über das Verhalten dieses Fasersystems beim Pferde, glaubte ich diese Befunde nicht bestätigen zu können. Der Kontakt zwischen dem nervösen Gewebe des Infundibulum und seinem adenohypophysären Belag ist im Bereich des Sulcus infundibularis kein linearer, d. h. beide Gewebe berühren sich hier nicht in einer gegeneinander wohl abgrenzbaren Schichtung. In diesem Bereich, aber gelegentlich auch an anderen Stellen der Kontaktfläche, kommt es zu einer Vermischung von nervösen und adenohypophysären Gewebe. Ausgedehnte Fasergeflechte der feinen Infundibularnerven dringen hier in den Trichterbelag ein und sind zwischen den einzelnen Elementen des Sulcus infundibularis zu finden. So liegen hier nebeneinander: stärkere Gefäße, die im Bereich des Sulcus infundibularis eintreten und sich im Trichterbelag aufzweigen, wie deren Äste, epitheliale Drüsenschläuche und Geflechte feiner infundibulärer Nervenfasern. Durch ein bindegewebiges Netz bestehend aus kollagenen, retikulären und Gitterfasern werden diese einzelnen Elemente zusammengehalten. Die übrigen Abschnitte der Kontaktfläche bieten jedoch ein ruhigeres, und geordnetes Bild. Nur vereinzelt senken sich hier nervöse Faserknäule tiefer in adenohypophysäres Gewebe ein. Die zu feinen Netzen verflochtenen Nervenfasern des gomorinegativen Systems besitzen

beim Pferd die Eigentümlichkeit zu einer Knäuel- und Büschelbildung. Diese Strukturen finden sich vornehmlich in der Nachbarschaft der Spezialgefäße und am Mantelplexus. Die Abbildung 69 zeigt eine solche Situation an der Kontaktfläche. Im linken unteren und rechten oberen Bildabschnitt sind die genannten Faserknäule zu sehen. Sie liegen hier zur Seite eines aufsteigenden Spezialgefäßes. Die Abbildung 70 zeigt bei stär-

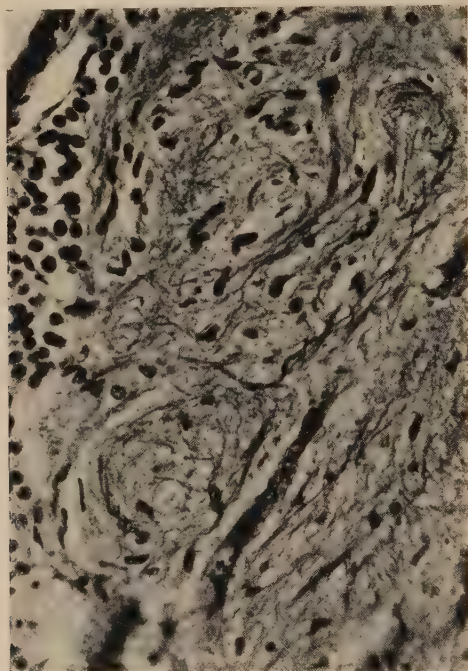


Abb. 69. Infundibulum, Bodian. Nervöses Faserknäuel an der Kontaktfläche. Vergr. 320 : 1.

kerer Vergrößerung ein solches Faserknäuel an einem Spezialgefäß. Zu einem Netz verwoben liegen hier die Fasern der Kapillarwandung an. Auf der Abbildung 71 hingegen haben sich die Faserknäule tiefer in den adenohipophysären Belag hineingeschoben, liegen aber auch dort in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Mantelplexusvenen. Gelingt bei der Silberimprägnation eine gleichzeitige Darstellung der Ependymfasern, dann wird deutlich, daß die nervösen Fasergeflechte einem Ependymfasergerüst anliegen und dieses als Matriz e benutzend, sich an der Kontaktfläche ausbreiten. Die Abbildung 72 zeigt einen solchen Faser-

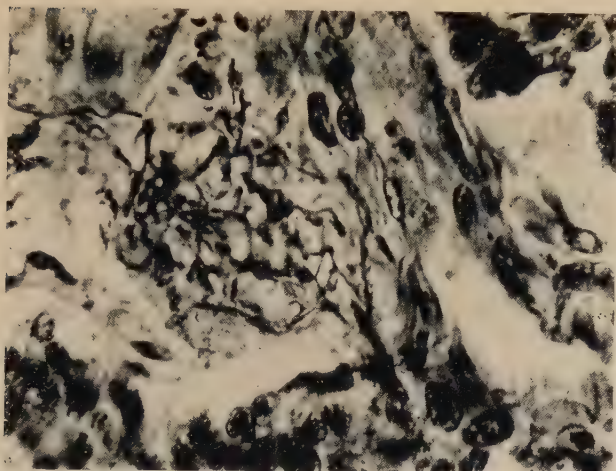


Abb. 70. Infundibulum, Bodian. Nervöses Fasernetz an der Wandung eines Spezialgefäßes in der Nähe der Kontaktfläche. Vergr. 720:1.

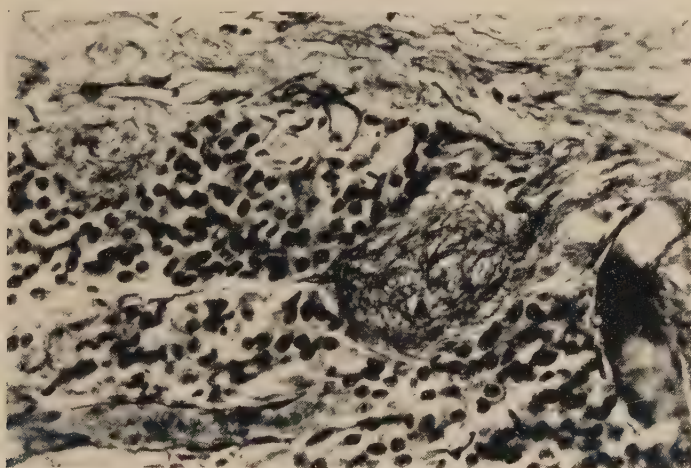


Abb. 71. Infundibulum, Bodian. Nervöses Fasernetz, das sich über die Kontaktfläche hinaus zwischen die epithelialen Drüenschläuche des Trichterbelages schiebt. Vergr. 320:1.

büschel, bestehend aus Ependym- und Nervenfasern an der Kontaktfläche, allseitig von venösen Kapillaren des Mantelplexus umgeben und sich deren Gefäßwandungen dicht anlegend. Es ist leider vorerst nicht möglich, mehr über das Ependymfasergerüst der Trichterwandung auszusagen, als daß es die gewebliche Grundlage der Trichterwandung bildet und vor allem in der peripheren Zone der Verknüpfung der einzelnen Gewebelemente

dient. Die Abbildung 58 und 63 lassen die Zellarmut der peripheren Zone deutlich erkennen. Außer Ependymfasern und den feinen nervösen Elementen sind hier keinerlei gewebliche Strukturen zu beobachten. Den feinen Nervenfasergeflechten kommt an dieser Stelle sicherlich keine stabilisierende und mechanisch verknüpfende Aufgabe zu. Das ist eher von den stärkeren und sich hier in großem Maße ausbreitenden Ependymfasern anzunehmen. Wie weit die letzteren allerdings am funktionellen Geschehen teilnehmen, läßt sich nicht erkennen. Wie die Abbildung 73 zeigt

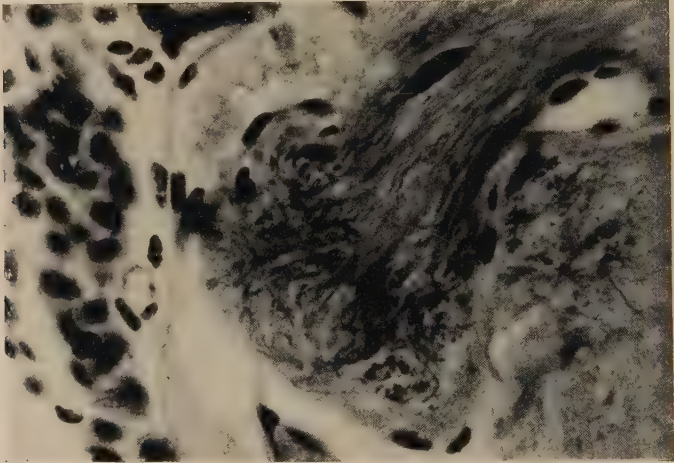


Abb. 72. Infundibulum, Bodian. Ein Faserbündel des Trichterparenchyms, bestehend aus Nerven- und Ependymfasern, senkt sich in den Trichterbelag ein und legt sich den weiten venösen Kapillaren des Mantelplexus an. Vergr. 720 : 1.

bilden die im Verhältnis zu den nervösen Geflechten außerordentlich kräftigen Ependymfasern an der Kontaktfläche weite Schlingen, zwischen denen sich die feinen Netze der Nervenfasern ausbreiten. Wie ebenfalls auf der Abb. 73 zu sehen ist, liegt zwischen den Fasern eine interfibrilläre strukturlose und schwer anfärbare Eiweißsubstanz. Sie läßt sich mit Hilfe der Azanmethode nur schwachblau tingieren. In für Gliafasern schlecht differenzierten Holzerpräparaten beobachtet man jedoch an dieser Stelle einen kräftigen Violetton. Hier an der Kontaktfläche, in unmittelbarer Nachbarschaft zu den Venen des Mantelplexus, sowie um die Spezialgefäße, die durch ihr Eindringen in das Gewebe des Infundibulum die Kontaktfläche beträchtlich erweitern und deren Umgebung dieselben strukturellen Eigentümlichkeiten aufweist,

wie die Kontaktfläche selbst, ist diese interfibrilläre Eiweißsubstanz zu beobachten. Nach meiner Ansicht handelt es sich hier um aus der Blutbahn ausgetretene Stoffe, um ein physiologisches Oedem, wie ich es bereits genannt habe. Die Durchlässigkeit dieser Gefäße wurde von Wislocki und King, wie schon erwähnt, für saure Vitalfarbstoffe nachgewiesen. Die Autoren schlossen aus ihren Experimenten auf einen intensiven Stoffaustausch der Gefäße mit der Umgebung. Da diesen Gefäßen unmittelbar die feinen Nervenfasergeflechte des gomoringativen



Abb. 73. Infundibulum, Bodian. Schlingenbildung starker Ependymfasern an der Kontaktfläche. Man beachte die strukturlose interfibrilläre Eiweißsubstanz zwischen den Schlingen. Vergr. 720 : 1.

Systems anliegen, kommt es zu einer Durchtränkung dieser Faser-netze mit den aus den Gefäßen ausgetretenen Stoffen. Es liegt nahe, hier mit Spatz und Mitarbeitern, an chemorezeptive Eigenschaften dieser Nervenfasergeflechte zu denken. Nach meinen Präparaten habe ich den Eindruck gewonnen, daß der nervösen Substanz diese Stoffe aus der Blutbahn geradezu angeboten werden. Von den genannten Autoren wird auch immer wieder darauf verwiesen, daß die Spezialgefäße als Schlingen des Mantelplexus adenohipophysäres Blut führen müssen, das die Sekrete des Vorderlappens enthält. Sie denken dabei besonders an die Gonadotropine. Was liegt hier näher, als die Annahme einer Chemorezeption! Alle Vorbedingungen dafür sind gegeben! Über die diese Voraussetzungen schaffende Hämodynamik des Spezialgefäßkreislaufes wurde berichtet. Wie sinnvoll wird durch eine

derartige funktionelle Verknüpfung die Vereinigung von Drüsen-
teil und Nerventeil zu einem Organ.

Durch die Schlingenbildung der Mantelplexusvenen kommt es zu einer beträchtlichen Erweiterung der Kontaktfläche. Doch ist das Bestreben den anderen Teil der Kontaktfläche zu durchsetzen, nicht allein auf Elemente des Trichterbelages beschränkt. Auch das nervöse Parenchym seinerseits dringt mit Teilen in den

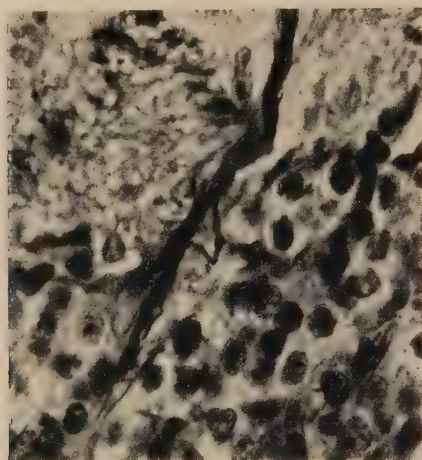


Abb. 74. Infundibulum, Bodian. Ein stärkeres Nervenfaserbündel überschreitet die Kontaktfläche von Infundibulum und Pars infundibularis der Adenohypophyse. Vergr. 720 : 1.

Trichterbelag ein, wie die Abb. 71 zeigt. Noch intensiver ist die Einwanderung infundibulärer Nervenfasern im Bereich des Sulcus infundibularis. Hier liegen, wie bereits geschildert, Gefäße und nervöse Netze so durcheinander, daß zunächst der Eindruck entsteht, als träten Nervenfasern in größerer Zahl an dieser Stelle in den Trichterbelag ein, um zur Adenohypophyse zu gelangen. Da eine nervöse Versorgung der Adenohypophyse vom Infundibulum her von einigen Untersuchern angenommen wird, ließen die Befunde am Sulcus infundibularis zunächst diese Annahme als berechtigt erscheinen. Nach genauer Überprüfung der Serien konnte jedoch immer wieder festgestellt werden, daß diese Fasern zu perivaskulären Netzen der gleichen Art gehören, wie sie im vorhergehenden beschrieben wurden. Auch stärkere Bündel von Nervenfasern, wie sie in der Abb. 74 die Kontaktfläche pas-

sieren, konnten nicht zur Adenohypophyse weiter verfolgt werden. Diese Befunde stehen im Gegensatz zu denjenigen von Hair an der Katze. Es ist offensichtlich, ein Überschreiten der Kontaktfläche durch infundibuläre Nerven dient der Erweiterung der Kontaktfläche von seiten des nervösen Anteiles her. Daß dieses im Bereich des Sulcus infundibularis in so starkem Maße geschieht, ist wohl eine Eigentümlichkeit der Pferdehypophyse, da

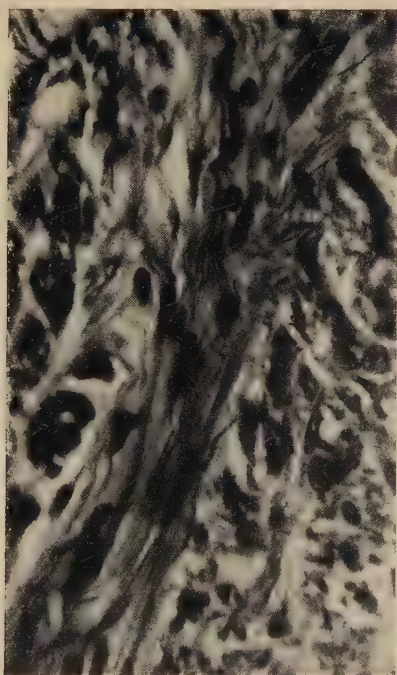


Abb. 75. Infundibulum, Bodian. Nervenfaserendigungen an den Kernen glatter Muskelzellen von Infundibulärgefäßen. Die Gefäßwandung ist hier tangential angeschnitten. Vergr. 720 : 1.

ich in keiner Bearbeitung dieses Problems bei anderen Tieren Ähnliches beschrieben fand.

Somit können auch für die Pferdehypophyse ein großer Teil der das Infundibulum durchziehenden Nervenfaseren morphologisch geordnet werden. Ob sich in der Zuordnung zum gomori-positiven und gomorinegativen System die gesamte vom Hypothalamus herkommende Fasermasse erschöpft, ist sehr zu bezweifeln. So konnten an der Muscularis der Exhaustergefäße

Nervenfasern festgestellt werden, die sicherlich nicht peripherer Natur sind und nicht mit den Gefäßen in die nervöse Substanz des Infundibulum eindringen. Diese Nervenfasern zweigen von den das Infundibulum durchziehenden Faserbündeln ab und endigen an den Kernen der glatten Muskulatur der Gefäße, wie die Abb. 75 zeigt. Auch auf die Scheitelanastomosen dieser Gefäße ziehen Nervenfasern zu, die hier mit eigentümlichen, länglichen Endapparaten an den Gefäßwänden zu beobachten sind. Die Abb. 31 ist ein Beispiel für eine derartige Situation. Solche Befunde lassen immerhin an eine zentrale Steuerung dieser ganz auf die Leistungen des nervösen Parenchyms der Trichterwand eingestellten Gefäße denken. Auch hier ist es besonders schwer, aus dem morphologischen Bild auf eine vitale Funktion zu schließen. Die Vorstellung der meisten Untersucher, der Gefäßapparat der Hypophyse sei lediglich auf die periphere Innervation durch den Sympathicus angewiesen, erscheint mir auch ohne die eben angeführten Befunde nicht ganz den Leistungen dieses Systems angemessen. Eine „neuro-vascular chain“ läßt sich doch vor allem am gomoripositiven System auf Grund unserer heutigen Erkenntnisse feststellen. Sollte, nachdem der sekretorische Vorgang abgelaufen ist, der andere Teil dieser Kette plötzlich seine Zusammenarbeit mit dem ersten aufgeben und sich nur dem weit entfernten Sympathicusganglion zugehörig fühlen? Ich möchte trotz aller gegenteiligen Ansichten annehmen, daß ein Teil der Nervenfasern für die Gefäßsteuerung verantwortlich ist und Befunde, wie sie die zwei letztgenannten Abbildungen veranschaulichen, in diesem Sinne deuten.

Ergebnisse

Makroskopisch:

1. Eine Fossa hypophyseos ist beim Pferd nur in Form einer seichten Mulde vorhanden. (Das Dorsum sellae besteht aus einem kleinen, flachen Knochenhöckerchen.) Die ventrale Hypophysenfläche ist fest mit der Dura verbunden. Diese umfängt das Organ an seiner seitlichen Circumferenz und heftet es fest an den Knochen an. Ein Diaphragma und ein Foramen diaphragmatis fehlt.

2. Die Achse des Infundibulum zeigt von oro-dorsal nach ventro-caudal. Der Recessus infundibuli reicht nicht so weit in den Hinterlappen hinein, wie bei den Feliden, auch eine Hypophysenhöhle ist nicht vorhanden. Die Pars infundibularis der Adenohypophyse (Trichterbelag) reicht beim Pferd über den Sulcus infundibularis hinaus und legt

sich der Basis des Tuber cinereum an. Der Sulcus infundibularis stellt die äußere Grenze zwischen Tuber cinereum und Infundibulum dar.

Mikroskopisch:

I. Das neurosekretorische System.

1. Neben dem Nucleus supraopticus und dem Nucleus paraventricularis wird beim Pferd ein in der basalen Wandung des Tuber cinereum gelegenes drittes in sich geschlossenes Kerngebiet beschrieben, das Nucleus paraopticus tuberis genannt wurde. Die Topik dieser drei Kerne wird im einzelnen dargelegt.

2. Nach Gomorifärbung wird eine Neurosekretion nur im Bereich der Ganglienzellen (a) und im Bereich der Faserendigungen (b) beobachtet.

a) Im Bereich der Ganglienzellen lassen sich folgende morphologische Eigentümlichkeiten als Sekretionsvorgänge deuten: Innerhalb der randständigen Nissl-Substanz tritt eine feine, blauschwarze Granula auf, die zunächst nur in der peripheren Zone der Zellen liegt, sich aber später auch in den hellen perinucleären Hof hinein ausdehnt und diesen ganz ausfüllt. Zellen, in denen sich derartige Granula stark anreichern, erscheinen tiefblau und werden in Übereinstimmung mit anderen Untersuchern als „gomoripositiv“ bezeichnet. In den Ganglienzellen der neurosekretorischen Kerngebiete, besonders im Bereich des N. paraopticus tuberis treten kleinere und große Vakuolen auf. Größere Plasmakomplexe trennen sich vom Cytoplasma, so daß eine kleine Ganglienzelle (normal großer Kern plus Restplasma) und ein kernfreier Plasmakörper entstehen. Zum Teil werden diese Plasmakörper auch durch Ausbildung großer Vakuolen von der Zelle abgehoben. Es wird angenommen, daß diese kernfreien Plasmamassen der Sekretbereitung dienen und die Restzelle sich zu einer normalen großen Ganglienzelle regenerieren kann. Aus diesen Vorgängen wird auf einen apokrinen Sekretionsvorgang im Bereich der Kerne geschlossen. Gelegentlich lassen sich auch Perlschnurfasern (Nervenfasern, an denen gomoriblaue Tropfen aufgereiht sind) beobachten.

b) Die Fasern der neurosekretorischen Bahn enden im Infundibulum (im Bereich der inneren Zone der Trichterwand am Ependym im Bereich der zentralen Zone in Form von perivaskulären Geflechten um die Infundibulargefäße (Exhaustergefäße) und in dem Hinterlappen. An diesen Stellen tritt ebenfalls Gomorisubstanz auf. Die Herringkörper („granular bodies“) und die Grevingschen Inseln werden als Stätten der Sekretion im Bereich der Faserendigungen bezeichnet. Die Herringkörper bestehen, wie an Hand von Bodianpräparaten dargelegt werden konnte, aus einer Nervenfaserschlinge, von der feine Endigungen in den von der Schlinge gebildeten hellen Hof hineinziehen. Die im Zentrum der Schlinge dicht angeordneten Granula werden als Sekretionsprodukt der feinen Faserenden aufgefaßt. Daher werden Nervenendigungen dieser Art nicht als degeneriertes, sondern als „sezernierendes Neuroplasma“ bezeichnet. Diese Bildungen werden mit den Grevingschen Inseln in der zentralen Zone des Infundibulum und im Hinterlappen

verglichen. Sie bestehen ebenfalls aus einer Nervenfaserschlinge, von der feine Endigungen in das Schlingenzentrum hineinführen. Dort liegt statt einer dichten Ansammlung von Granula ein zentrales Gefäß, das offenbar in der Lage ist, die Sekretionsprodukte abzuführen, ohne daß es hier zu einer längeren Speicherung, wie in den Herringkörpern kommt. Neben solchen, als sekretorisch tätige Faserenden zu bezeichnende Herringkörper, werden auch noch Herringkörper anderer Art beschrieben. Außerdem konnten Strukturen an den Faserenden beobachtet werden, deren Bedeutung allerdings nicht im einzelnen geklärt werden konnte.

3. Das Verhalten der marginalen Faserglia wird überprüft. Die Befunde anderer Autoren konnten auch für das Pferd bestätigt werden.

4. Das Infundibulum wird in eine innere Zone, zentrale Zone, Zwischenzone und periphere Zone auf Grund seiner Wandstruktur unterteilt.

5. Der Tractus supraoptico-hypophyseus ist beim Pferd bis in das Infundibulum hinein markhaltig.

II. Das gomorinegative System.

Das System der kleinzelligen Kerne des Tuber cinereum mit seinen Faserverbindungen zum Infundibulum und den feinen Endigungen seiner Nervenfasern ist frei von Gomorisubstanz und wird als „gomorinegatives System“ bezeichnet. Es dient in besonderer Weise der Verknüpfung von Adenohypophyse und Hypothalamus:

1. Das Gebiet der kleinzelligen Kerne des medialen und lateralen Feldes des Tuber cinereum wird topisch und cytoarchitektonisch aufgliedert.

2. Auf den Markgehalt zahlreicher Fasern innerhalb dieser Kerngebiete wird hingewiesen.

3. Die Morphologie der Kontaktfläche von der Pars infundibularis der Adenohypophyse und dem Infundibulum wird gesprochen: Es wird dargelegt, daß die Gefäße des Mantelplexus allein der Blutversorgung des Infundibulum und der Verknüpfung des Nerventeiles mit der Adenohypophyse dienen. Drei Arten von Infundibulargefäßen werden beschrieben:

- a) Spezialgefäße I. und II. Ordnung.
- b) Exhaustergefäße I. Typus und
- c) Exhaustergefäße II. Typus.

Durch zahlreiche Regulationsmechanismen wird der Kreislauf den Aufgaben der Kontaktfläche sinnvoll angepaßt. An den Spezialgefäßen, die im Nebenschluß zu den Mantelplexusvenen die periphere Zone des Infundibulum durchziehen (Spezialgefäße I. Ordnung) und bis in die zentrale Zone des Infundibulum hineinragen (Spezialgefäße II. Ordnung) enden die feinen Nervenfasergeflechte des gomorinegativen Systems. Durch die langsame Strömung in den Spezialgefäßen kommt es zu einem Flüssigkeitsaustritt aus den Gefäßen, zu einem physiologischen Oedem in die Gefäßumgebung, dorthin, wo sich die kleinen Faser

plexus des gomorinegativen Systems ausbreiten. Diesen Nervenfasern werden daher chemorezeptive Eigenschaften zuerkannt. Es wird angenommen, daß dieser Faserplexus auf Stoffe eingestellt ist, die aus dem Kapillarnetz der Adenohypophyse kommend über den Mantelplexus zu den Spezialgefäßen geleitet werden. Diese Gefäße sind Schlingen einfacher (I. Ordnung) oder komplizierter (II. Ordnung) Art. —

Auf Grund ihrer Struktur sind die Exhaustergefäße zu einer starken Saugwirkung befähigt. Sie nehmen Stoffe aus der Trichterwand auf. Bei diesen Stoffen handelt es sich wohl vor allem um Substrate des gomoripositiven Systems, da die genannten Gefäße in unmittelbarer Nachbarschaft zu den einzelnen Elementen dieses Systems beobachtet werden. —

Die Faserplexus des gomorinegativen Systems sind zum Teil in Form von Faserknäulen angeordnet, die der Gefäßwand der Spezialgefäße oder dem inneren Randvenengeflecht des Mantelplexus anliegen. Als weitere Baubestandteile der zellarmen Gefäßumgebung an der Kontaktfläche werden kräftige Schlingen der Ependymfasern beschrieben. —

Durch die Ausbreitung der Spezialgefäße innerhalb der Trichterwandung einerseits und durch das tiefe Hineinreichen nervöser Substanz in den Trichterbelag andererseits, kommt es zu einer beträchtlichen Erweiterung der Kontaktfläche. —

Ein Pfortadersystem konnte nicht nachgewiesen werden. —

Die Beobachtung von Nervenfasern zentraler Herkunft an der Muscularis der Exhaustergefäße läßt an eine zentrale Steuerung der Gefäßfunktionen denken.

Schrifttum

Bargmann, W.: Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse. *Z. Zellforsch.* **34** (1949) 610. — Ders. und W. Hild: Über die Morphologie der neurosekretorischen Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse. *Acta anat.* **8** (1949) 264. — Ders.: Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse. *Anat. Nachr.* **1** (1950) 77. — Ders., W. Hild, R. Ortmann und Th. Schiebler: Morphologische und experimentelle Untersuchungen über das hypothalamisch hypophysäre System. *Acta neuroveget.* **1** (1950) 233. — Ders.: Eine neue Vorstellung über die funktionelle Bedeutung des Hinterlappens. *Med. Mschr. Heft 7* (1951) 416. — Ders. und K. Jacob: Über Neurosekretion im Zwischenhirn der Vögel. *Z. Zellforsch.* **36** (1952) 556. — Ders.: Neurosekretion und hypothalamisch-hypophysäres System. Referat auf der 51. Vers. d. Anat. Gesellschaft, in Mainz 1951. *Anat. Anz. Ergh. Bd. 100* (1953/54) 30 — Becher, H.: Über besondere Zellengruppen und das Polkissen am Vas afferens in der Niere des Menschen. *Z. wiss. Mikrosk.* **53** (1936) 205. — Ders.: Beitrag zum feineren Bau der Retina. *Anat. Anz. Ergh. Bd. 100* (1937/54) 166 — Bielschowski, M.: Struktur der Ganglienzelle. *Handb. der mikrosk. Anatomie des Menschen. Bd. IV/1*

Nervensystem; Berlin 1928: Julius Springer. — Bodian, D.: Studies on the diencephalon of the virginia opossum. *J. comp. Neur.* **71** (1939) 259. — Brettschneider, H.: Zur Frage der Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse. *Anat. Anz. Ergh. Bd.* **100** (1953/54) 86. — Brockhaus, H.: Beitrag zur normalen Anatomie des Hypothalamus. *J. Psychol.* **51** (1942) 96. — Bucy, P. C.: The pars nervosa of the bovine hypophysis. *J. comp. Neur.* **50** (1930) 505. — Ders.: The hypophysis cerebri in cytologie and cellular pathology of the nervous system. *Zit. nach Romeis.* — Bustamante, H., H. Spatz, E. Weisschedel: Die Bedeutung des Tuber cinereum des Zwischenhirnes für das Zustandekommen der Geschlechtsreife. *Dtsch. med. Wsch. I* (1942) 289. — Cajal, R. y: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del cerebro. III. Hipofisis. *Ann. Soc. ex. Hist. Nat. II s.* **3** (1894). *Zit. nach Romeis.* — Ders.: Histologie du système nerveux de l'homme et de vertèbres Paris 1911. — Christ, J.: Infundibulum und Tuber cinereum beim erwachsenen Menschen. *Anat. Nachr.* **1** (1950) 75. — Ders.: Zur Anatomie des Tuber cinereum beim erwachsenen Menschen. *Dtsch. Z. Nervenhk.* **165** (1951) 340. — Ders.: Über den Nucleus infundibularis beim erwachsenen Menschen. *Acta neuroveget.* **3** (1952) 267. — Collin, R.: La neurocrinie hypophysaire. Paris 1928: Gaston Doin. — Ders.: L' Hypophyse. Nancy 1933: G. Thomas. — Coronini, C.: Über neurosekretorische Veränderungen der Hypophyse bei Lebercirrhose. *Acta neuroveget.* **3** (1951) 92. — Crouch, R. L.: The nuclear configuration of the hypothalamus and the subthalamus of macacus rhesus. *J. comp. Nuar.* **59** (1934) 431. — Cushing, H.: *Zit. nach Romeis.* — Diepen, R.: Über Lage- und Formveränderungen des Hypothalamus und des Infundibulum in Phylogenese und Ontogenese. *Dtsch. Z. Nervenhk.* **159** (1948) 340. — Driggs, M. und H. Spatz: Pubertas praecox bei einer hyperplastischen Mißbildung des Tuber cinereum. *Virchows Arch.* **305** (1939) 567. — Edinger, L.: Die Ausführwege der Hypophyse. *Arch. mikrosk. Anat.* **78** (1911) 496. — Ellenberger, W. und H. Baum: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin 1926: Julius Springer. — Fisher, C., W. R. Ingram, W. K. Hare and S. W. Ramson: The degeneration of the supraoptico — hypophyseal system in diabetes insipidus. *Anat. Rec.* **63** (1935) 29. — Fisher, C. and W. R. Ingram: The effect of interruption of the supraoptico-hypophyseal tracts on the antidiuretic pressor and oxytocic activity of the posterior lobe of the hypophysis. *Endocrinologie* **20** (1936) 762. — Gagel, O.: Einführung in die Neurologie. Berlin 1949: Springer. — Gaupp, jr., R.: Die histologischen Befunde und bisherigen Erfahrungen über die Zwischenhirnsekretion des Menschen. *Z. Neurol.* **154** (1935) 314. — Ders.: Ein weiterer Beitrag zur pathologischen Anatomie des Diabetes insipidus. *Z. Neurol.* **177** (1944) 50. — Gersh, J. and A. De Lawder Tarr: The so called hyalin bodies of Herring in the posterior lobe of the hypophysis. *Anat. Rec.* **63** (1935) 231. — Gersh, I.: The structure and function of the parenchymatous glandular cells in the neurohypophysis of the rat. *Amer. J. Anat.* **64** (1939) 407. — Go-

mori, G.: Observations with differential stains on human islets of Langerhans. *Amer. J. Pathol.* **17** (1941) 395. — Goslar, H.: Vergleichende zytologische Untersuchungen zur Frage der Neurosekretion im Hypothalamus. *Acta neuroveget.* **4** (1952) 381. — Green, J. D. and G. W. Harris: A note on the blood supply and nerve supply of the hypophysis cerebri. *J. Anat.* **80** (1946) 247. — Ders.: The neurovascular link between the neurohypophysis and adenohypophysis. *J. Endocrinol.* **5** (1947) 136. — Green, J. D.: The histologie of the hypophyseal stalk and median eminence in man with special reference to blood vessels nerve fibers and peculiar neurovascular zone in this region. *Anat. Rec.* **100** (1948) 273. — Greving, R.: Zur Anatomie, Physiologie und Pathologie der vegetativen Zentren im Zwischenhirn. *Erg. Anat.* **24** (1923) 348. — Ders.: Beiträge zur Anatomie der Hypophyse und ihrer Funktion. I. Eine Faserverbindung zwischen Hypophyse und Zwischenhirnbasis. *Dtsch. Z. Nervenhk.* **89** (1926) 179. — Ders.: Das nervöse Regulationssystem des Hypophysenhinterlappens. (Der Nucleus supraopticus und seine Fasersysteme.) *Z. Neurol.* **104** (1926) 466. — Ders.: Die zentralen Anteile des vegetativen Nervensystems. *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen*, Bd. IV, Teil 1; Nervensystem. Berlin 1928: Julius Springer. — Grünthal, E.: Neuere Ergebnisse vergleichend anatomischer Untersuchungen des Zwischenhirnes der Säuger und das spezifisch menschliche in seinem Bau. *Naturwiss.* **21** (1933) 521. — Gurdjian, E. S.: The diencephalon of the albino rat. *J. comp. Neur.* **43** (1927) 1. — Hagen, E.: Neurohistologische Untersuchungen an der menschlichen Hypophyse. *Anat. Nachr.* **1** (1950) 78. — Dies.: Neurohistologische Untersuchungen an der menschlichen Hypophyse. *Z. Anat. Entw.gesch.* **114** (1950) 640. — Dies.: Weitere histologische Befunde an der Neurohypophyse und dem Zwischenhirn beim Menschen. *Anat. Anz. (Ergh.)* **97** (1951) 200. — Dies.: Neurohistologische Beobachtungen an Hypophyse und Zwischenhirn des Menschen. *Acta neuroveget.* **3** (1951) 67. — Dies.: Weitere histologische Ergebnisse an Hypophyse und Zwischenhirn des Menschen. *Anat. Anz. (Ergh.)* **98** (1951) 13. — Dies.: Über die feinere Histologie einiger Abschnitte des Zwischenhirns und der Neurohypophyse des Menschen. *Acta anat.* **16** (1952) 367. — Dies.: Zur Morphologie von Hypophyse und Zwischenhirn nach experimentellen Eingriffen an Affen und Kaninchen. *Anat. Anz. Ergh.* Bd. 100 (1953/54) 93. — Hair, C. W.: The nerve supply of the hypophysis of the cat. *Anat. Rec.* **71** (1938) 141. — Hanström, B.: Zit. nach Bargmann, Hild, Ortmann, Schiebler. — Harris, C. W.: Neural control of the pituitary gland. *Physiol. Rev.* **28** (1948) 92. — Herring, P. T.: Zit. nach Romeis. — Hild, W.: Neurosekretion und Hypophysenhinterlappenhormone. *Anat. Anz. (Ergh.)* **98** (1951) 92. — Ders.: Das Verhalten des neurosekretorischen Systems nach Hypophysenstieldurchtrennung und die physiologische Bedeutung des Neurosekretes. *Acta neuroveget.* **3** (1951) 82. — Ders.: Vergleichende Untersuchungen über Neurosekretion im Zwischenhirn von Amphibien und Reptilien. *Z. Anat. Entw.gesch.* **115** (1951) 459. — Ders.: Experimentell-morphologische Untersuchungen über das Ver-

halten der „Neurosekretorischen Bahn“ nach Hypophysenstieldurchtrennung. Eingriffen in den Wasserhaushalt und Belastung der Osmoregulation. *Virchows Arch.* 319. — Ders.: Zur Frage der Neurosekretion im Zwischenhirn der Schleie (*Tinca vulgaris*) und ihrer Beziehung zur Neurohypophyse. *Z. Zellforsch.* 35 (1951) 33. — Hild, W. und G. Zetler: Über das Vorkommen der drei sogenannten „Hypophysenhinterlappenhormone“ Adiuritin, Vasopressin, und Oxytoxin im Zwischenhirn als wahrscheinlicher Ausdruck einer neurosekretorischen Leistung der Ganglienzellen der Nuclei supraopticus und paraventricularis. *Experientia* 7 (1951) 189. — Dies.: Über das Vorkommen der Hypophysenhinterlappenhormone im Zwischenhirn. *Arch. exper. Path. Pharmacol.* 213 (1951) 139. — Ingram, W. R., F. I. Hannet and S. W. Ranson: The topography of the nuclei of the diencephalon of the cat. *J. comp. Neur.* 55 (1932) 333. — Kappers, C. U. Ariens: *Anatomie du Système nerveux*. Haarlem 1947: Erven Bohn. — Knoche H.: Neurohistologische Untersuchungen am Hypophysenzwischenhirnsystem des Hundes. *Anat. Anz. (Ergh.)* 99 (1952) 93. — Ders.: Über das Vorkommen eigenartiger Nervenfasern (Nodus-Fasern) in Hypophyse und Zwischenhirn von Hund und Mensch. *Acta anat.* 18 (1953) 208. — Koikegami, H.: Beiträge zur Kenntnis der Kerne des Hypothalamus bei Säugetieren. *Arch. Psychiatr.* 107 (1938) 742. — Koller, R.: Zur vergleichenden Anatomie der Hypophysenumgebung. *Z. Anat. Entw.gesch.* 65 (1922) 183. — Kratzsch, E.: Experimentell morphologische Untersuchungen am Zwischenhirnhypophysensystem der Ratte bei Polyurie infolge Alloxanvergiftung mit besonderer Berücksichtigung der Pituicyten. *Z. Zellforsch.* 36 (1951) 371. — Krieg, W. J. S.: The hypothalamus of the albino rat. *J. comp. Neur.* 55 (1932) 19. — Ders.: A reconstruction of the diencephalon nuclei of *Macacus rhesus*. *J. comp. Neur.* 88 (1948) 1. — Laruelle, L.: Zit. nach Romeis — Lothringer, S.: Untersuchungen an der Hypophyse einiger Säugethiere und des Menschen. *Arch. mikrosk. Anat.* 28 (1886) 257. — Malone, E.: Über die Kerne des menschlichen Diencephalon. *Abh. Preuß Akad. Wiss. Phys.-math. Klasse* 1910. — Monakow, K.: Zit. nach Spuler. — Morin, F.: Ricerche sulla vascolarizzazione dell'ipofisi e della sostanza nervosa contigua. *Anat. Anz.* 88 (1939) 369. — Nowakowski, H.: Infundibulum und Tuber cinereum bei der Katze. *Anat. Nachr.* 1 (1950) 74. — Ders.: Zur Auslösung der Ovulation durch elektrische Reizung des Hypothalamus beim Kaninchen und ihre Beeinflussung durch Rückenmarksdurchschneidung. *Acta neuroveget.* 1 (1950) 13. — Ders.: Infundibulum und Tuber cinereum der Katze. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* 165 (1951) 261. — Orthner, H.: Anatomische Befunde im Hypophysen-Hypothalamus-System bei Fehlen der intrasellären Hypophyse und bei Kastration. *Acta neuroveget.* 3 (1951) 50. — Ortman, R.: Über experimentelle Veränderungen der Morphologie des Hypophysenzwischenhirnsystems und die Beziehung der sogenannten „Gomorisubstanz“ zum Adiuritin. *Z. Zellforsch.* 36 (1951) 261. — Palay, S. L.: The origin of neurosecretory granules from the nuclei of nerve cells in fishes. *J. comp. Neur.* 79 (1943) 247. — Pfeifer, R. A.:

Neue Ergebnisse über die Angioarchitektonik der Hypophyse. Leipzig 1951: Akad. Verlagsgesellschaft Geest & Portig. — Pines, J. L.: Über die Innervation der Hypophysis cerebri. *J. Psychol.* **32** (1925) 80. — Ders.: Über die Innervation der Hypophysis cerebri. *Z. Neurol.* **100** (1926) 123. — Ders.: Über die Innervation der Hypophysis cerebri. *Z. Neurol.* **107** (1927) 507. — Popa, G. and U. Fielding: A portal circulation from the pituitary to the hypothalamic region. *J. Anat.* **65** (1931) 88. — Quercy and De Lachaud: Zit. nach Stutinsky. — Rasmussen, A. T.: Innervation of the hypophysis. *Endokrinologie* **23** (1938) 263. — Rioch, D. M.: Studies on the diencephalon of carnivora. *J. comp. Neur.* **49** (1929) 1. — Romeis, B.: Hypophyse. Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen Band VI/3; Berlin 1940: Julius Springer. — Roussy, G. et M. Mosinger: *Traité de Neuro-Endocrinologie*. Paris 1946: Masson et Cie. — Scharrer, E.: Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. *Z. vergl. Physiol.* **7** (1928) 1. — Scharrer, E. und R. Gaupp: Neuere Befunde am Nucleus supra-opticus und Nucleus paraventricularis des Menschen. *Z. Neurol.* **148** (1933) 766. — Scharrer, E. und B. Scharrer: Über Drüsenervenzellen und neurosekretorische Organe bei Wirbellosen und Wirbeltieren. *Biol. Rev.* **12** (1937) 185. — Scharrer, E., S. L. Palay and R. G. Nilge: The Nissl substance in secreting nerve cells. *Anat. Rec.* **92** (1945) 23. — Scharrer, E.: Das Hypophysen-Zwischenhirnsystem von *Scyllium stellare*. *Z. Zellforsch.* **37** (1952) 196. — Ders.: Das Hypophysen-Zwischenhirn der Wirbeltiere. Referat auf der 51. Versammlung: der Anat. Gesellsch. in Mainz 1953. *Anat. Anz. Ergh.* **100** (1953) 5. — Schiebler, Th.: Zur Histochemie des neurosekretorischen hypothalamischneurohypophysären Systems (I. Teil). *Acta anat.* **13** (1951) 233. — Ders.: Zur Histochemie des neurosekretorischen hypothalamischneurohypophysären Systems (II. Teil). *Acta anat.* **15** (1952) 393. — Ders.: Cytochemische und elektronenmikroskopische Untersuchungen an granulären Fraktionen der Neurohypophyse des Rindes. *Z. Zellforsch.* **36** (1952) 563. — Schuchardt, E.: Der „Index der Schädelbasismitte“ in der Phylogenese. *Z. Morph. Anthropol.* **43** (1951) 61. — Smereker, J.: Veränderungen im Hypothalamus bei multiplen Plasmozytom *Acta neuroveget.* **3** (1951) 102. — Spanner, R.: Die hypophyseohypothalamischen Pfortadern; ihr Anteil an der Steuerung der Durchblutung der menschlichen Hypophyse. *Anat. Anz. (Ergh.)* **99** (1952) 168. — Ders.: Die Bedeutung der Hypophysenpfortadern für die Blutströmungsmöglichkeiten zwischen Hypophyse und Hypothalamus im Hypophysenkreislauf. *Klin. Wschr.* **30** (1952) 721. — Spatz, H., R. Diepen und V. Gaupp: Zur Anatomie des Infundibulum und des Tuber cinereum beim Kaninchen. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **159** (1948) 229. — Spatz, H.: Neues über die Verknüpfung von Hypophyse und Hypothalamus. *Acta neuroveget.* **3** (1951) 5. — Ders.: Das Hypophysen-Hypothalamussystem und seine Bedeutung für die Fortpflanzung. Referat auf der 51. Versammlung der anat. Gesellsch. in Mainz 1953. *Anat. Anz. Ergh. Bd.* **100** (1953/54) 46 — Spuler, H.: Über das Tuber cinereum des Meerschweinchens und seine topographischen Beziehungen zum In-

fundibulum. *Acta anat.* **13** (1951) 125. — Staubesand, J.: Diskussionsbemerkung zum Vortrag von R. Spanner. *Anat. Anz. (Ergh.)* (1952) 180. — Stengel, E.: Über den Ursprung der Nervenfasern der Neurohypophyse im Zwischenhirn. *Arb. Neur. Inst. Wien* **28** (1926) 25. — Stöhr, jr., R.: *Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen*. Julius Springer, Berlin 1951. — Stutinsky, F.: Sur certaines terminaisons nerveuses de la neurohypophyse des mammifères. *Ann. endocr. Paris* **7** (1946) 231. — Sutkowaja, Zit. nach Spuler. — Tello, F.: Zit. nach Romeis. — Trautmann, A.: Die makroskopischen Verhältnisse der Hypophyse einiger Säuger. *Arch. Tierhk.* **35** (1909) 255. — Trendelenburg, P.: *Die Hormone. Ihre Physiologie und Pharmakologie*, Bd. 1. Berlin 1929. — Trossarelli, A.: Eclaircissements sur l'histologie de la neurohypophyse. *Bull. Histol. appl.* **12** (1935) 29. — Wehrle, J.: Histologische Untersuchungen des Zwischenhirns bei genuiner Hypertonie. *Beitr. path. Anat.* **111** (1951) 381. — Wingstrand, K. G.: On the existence in vivo of „Herring bodies“ and granules in the interstitial colloid of the neurohypophysis. *Z. Zellforsch.* **38** (1953) 421. — Wislocki, G. B., and L. S. King: The permeability of the hypophysis and hypothalamus to vital dyes, with a study of the hypophyseal vascular supply. *Amer. J. Anat.* **58** (1936) 421. — Wislocki, G. B.: The vascular supply of the hypophysis cerebri of the cat. *Anat. Rec.* **69** (1937) 361. — Ders.: Further observations on the blood supply of the hypophysis cerebri of the rhesus monkey. *Anat. Rec.* **72** (1938) 137.

Buchbesprechungen

Huene, Friedrich Frhr. von: Die Saurierwelt. 2. Aufl. (Gustav Fischer VEB, Jena 1954.) 66 Seiten mit 71 Abbildungen im Text. Brosch. DM 5,40.

Das Büchlein, aus der Feder eines der besten Kenner der fossilen Reptilien, bringt in knapper Darstellung das Wichtigste an Tatsachen und Problemen der Morphologie, Phylogenie und Systematik der „Saurier“, die heute etwa 1700 Gattungen umfassen. Das Interesse, das man heute wieder in Deutschland der Wirbeltierforschung entgegenbringt, wird dadurch bewiesen, daß eine zweite Auflage nötig wurde. Die neueste Literatur ist in meisterhaft klarer Form verarbeitet, so daß der Leser ein gutes Bild des heutigen Wissensstoffes erhält. Das ist ein außerordentlicher Gewinn, sowohl für den Fachmann als auch für den, der dem Gebiete fernerstehend, sich über den gegenwärtigen Wissensstand orientieren will. Die Ergebnisse der Palaeontologie, besonders schwedischer Forscher, sind bisher in zahlreichen Einzelpublikationen verstreut gewesen und waren nur dem schon Eingeweihten bekannt. Diese Untersuchungen haben aber die Systematik der Wirbeltiere und unsere Vorstellungen über die phyletischen Verknüpfungen der Einzelstämme grundlegend geändert. In der vorliegenden Darstellung ist diesen Ergebnissen erstmalig Rechnung getragen worden. Jede einzelne Gruppe wird an typischen Formen abgehandelt; die Bebilderung ist gut und erfreulich reich. Da die „Saurier“ überwiegend fossile Formen umfassen, beruht ihr System vorwiegend auf Skelettmerkmalen, worunter die des Schädels und der Wirbelsäule den ersten Rang einnehmen. Systematisch umfaßt der Begriff der Saurier Amphibien und Reptilien, aber in völlig neuer Gruppierung der Ordnungen und Unterordnungen. Der Name „Saurier“ ist vielleicht wenig glücklich gewählt, weil aus historischen Gründen damit die Vorstellung von Eidechsen und Schlangen verbunden wird; bestenfalls versteht man darunter die fossilen Reptilien. Der erste Tribus der Saurier in obigem Sinne sind die *Urrodelomorpha*, denen die *Eutetrapoda* als zweiter Tribus entgegengestellt werden. Erstere umfassen die + *Nectridia*, + *Aistopoda*, *Urodela* und *Gymnophiona*; alle anderen Gruppen, von den „Stegocephalen“ i. w. S. bis zu den Stammformen der Säuger und Vögel, sogar diese selbst umfassen die *Eutetrapoda*. Diese zunächst überraschende Gliederung ist durch das in den letzten Jahrzehnten gehobene palaeontologische Material gesichert. Nach Ansicht des Referenten steht nur die systematische Ranghöhe, die man den einzelnen Gruppen zubilligen will, zur Debatte. Die *Urodelomorpha* entstammen den porolepiformen Crossopterygiern, während sich die *Eutetrapoda* von osteolepiformen Crossopterygiern herleiten. Die *Eutetrapoda* zerfallen wieder in 4 große Stämme: (1) Die *Batrachomorpha* umfassen die *Stegocephalia*, *Anura* und *Ichthyosauria*; (2) die *Reptiliomorpha*, die neben fossilen Ordnungen auch die *Testudinata* enthalten; (3) die *Theromorpha*, aus denen die Säuger hervorgehen und schließlich (4) die *Sauromorpha*, die aus einer unübersehbaren Formenfülle fossiler Stämme die *Crocodylia*,

Aves, *Sphenodontidae*, *Lacertidae* und *Ophidia* hervorgehen lassen. Das Buch schließt mit einem kurzen Überblick über den Evolutionsgang der Stämme der „Saurier“, der durch einen neuen, sehr klaren Stammbaumentwurf verdeutlicht wird. Im Devon erfolgt die Trennung der porolepiformen und osteolepiformen *Crossopterygii* und damit die Scheidung der Stämme, die später zu den Urodelomorphen und Eutetrapoden führen. Noch in der außerordentlich langen Epoche des Karbons entfalten sich die Hauptstämme, die in Perm und Trias ihre Aufsplitterung erfahren, dann aber an Formenreichtum verarmen und spätestens bis Ende der Kreide dem Untergang verfallen, sofern nicht neue Zweige aus ihnen hervorgehen. Der Stammbaum bringt gut zum Ausdruck, daß die Aufsplitterung der *Sauromorpha* etwas später erfolgt (Perm bis Trias), zu einer Zeit, in der die früher entfalteten Stämme z. T. ihre Blüteperiode schon überschritten hatten. Die *Squamata* entfalten sich erst mit dem Beginn der Kreide. — Das Buch liegt nun in der zweiten Auflage vor, die gegenüber der ersten nur geringe Änderungen erfahren hat (Eingliederung der *Ichthyosauria*). Dem Wunsche nach umfassender Darstellung des Riesenstoffes kommt der Autor nach, der ein ausführliches Werk im gleichen Verlag im Druck hat, das wir mit größter Spannung erwarten müssen. Für den vergleichenden Anatomen, dessen Ergebnisse Stückwerk bleiben müssen, wenn sie nicht stammesgeschichtlich geordnet sind, und wenn die Richtung der Vergleiche nicht den stammesgeschichtlichen Abläufen folgt, ist das vorliegende Werk von grundlegender Bedeutung. Unser Dank gilt dem Autor und dem Verlag, der das Büchlein bei niedrigem Preis so vorzüglich ausgestattet herausbrachte.

H. Hofer, Gießen.

Frick, H.: Die Entwicklung und Morphologie des Chondrokraniums von *Myotis* Kaup. Mit einem Geleitwort von Prof. Dr. Dietrich Starck. (Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1954.) VIII, 102 S. mit 46 Abbildungen im Text. Kart. DM 14,40.

Auch dem mit der Materie vertrauten Referenten bereitet die Besprechung der vorliegenden Schrift wegen der Fülle neuer Befunde (die Zusammenfassung bringt 63 Punkte!) einige Schwierigkeiten, so daß sich derjenige, der die Arbeit genauestens studiert hat, allein dadurch entschuldigt sieht, wenn die Besprechung spät erscheint. Unter den Eutherien stellen die Fledermäuse einen Sonderfall dar, der ihnen besonderes morphologisches Interesse verleiht. Sie gingen aus sehr primitiven Formen hervor, eroberten den Lauftraum durch Flatter- und Gleitflug und zerfielen in eine große Zahl von Unterstämmen, so daß sie die formenreichste Gruppe unter den Säugern wurden. Der Bauplan „Fledermaus“ wird nicht gesprengt, sondern nach „innen“ mannigfaltig ausgegliedert. Hierin stellen sie in gewissem Sinne einen Parallelfall zu den Vögeln dar, bei denen die starke Ausdifferenzierung der Stämme nach „innen“ ebenfalls auffällt, allerdings nicht so weit gediehen ist. Die Annahme liegt nahe, daß es in beiden Fällen die Eroberung des Luftraumes war, der eine solche Aufgliederung ermöglichte. Das besondere morphologische Problem liegt bei den Fledermäusen in

folgendem: 1. Sie sind stammesgeschichtlich sicher einheitlich, also monophyletisch; 2. sie stehen innerhalb eines engeren Bauplanes; 3. der Bauplan muß ursprünglich ein sehr primitiver gewesen sein (Insektivorenverwandtschaft); 4. sie zeigen mannigfache anatomische Eigenheiten, die als Anpassungen an die Lebensweise gedeutet werden können (nächtlich lebend, fliegend, verschiedenartige Ernährung; Ultraschallorientierung; geringe Differenzierung des Gesichtes usw.). Damit ist das Studium der Fledermäuse nicht nur von anatomischem, sondern auch von evolutionstheoretischem Interesse, das die Plastizität eines einheitlichen, primitiven Bautyps zeigt. Den früheren Arbeiten von Starck und Sitt schließt sich die meisterhafte, auf tadellos erhaltenem, eng seriertem Material beruhende und ausgezeichnet bebilderte Untersuchung Fricks an, deren besonderer Wert darin liegt, daß auch die späteren, morphologisch sehr aufschlußreichen Embryonalstadien berücksichtigt werden, so daß ein fast geschlossenes Bild der Entstehung des Chondro- und Osteokranium entworfen werden konnte. Reinbach und Starck haben erst jüngst wieder ausdrücklich betont, welchen Wert besonders die älteren Embryonalstadien für viele morphologische Fragen haben. Dem Autor lagen 29 Serien (9 mm S. S. Lge bis adult) vor, von denen 15 Plattenmodelle angefertigt wurden. Den überwiegenden Teil der Arbeit nimmt die Darstellung der Befunde ein, die nach Regionen zusammengefaßt vorgetragen werden. Dadurch wird die Darstellung der Entwicklungsvorgänge einheitlicher. Jedem Abschnitt wird eine knapp gehaltene vergleichende Zusammenfassung beigegeben. Die Osteogenese wird in einem eigenen Kapitel dargestellt. Ausführlicher sind die allgemeinen morphologischen Darlegungen des Autors nur über das Nasenskelett, denn hierüber konnten die bislang geltenden Ansichten erheblich erweitert werden, und die ausgezeichneten Untersuchungen Reinbachs wurden hierdurch ergänzt; Näheres bringt die Originalarbeit. Die Anlage des Nasenskelettes ist einheitlich (dagegen Nordenbos, Reinbach u. a.). Das Fehlen eines Septum interorbitale bei Kleinfledermäusen wird völlig mit Recht durch die geringe Augengröße der sich durch Ultraschall orientierenden Tiere gedeutet. Der Embryonalschädel ist zunächst klinorrhynch, doch gleicht sich später die Kieferdeklination aus, so daß der adulte Schädel orthokran wird. Das Jakobsonsche Organ fehlt Myotis auch in der Anlage. Diese Feststellung ist sehr wichtig, denn die Stammformen müssen es besessen haben. Bei anderen Chiropteren wären also verschiedene Rückbildungsstadien zu erwarten. Sein Verlust ist durch die fliegende Lebensweise und die Ultraschallortung verständlich. Die Grenzziehung zwischen den Buchten der Nasenhöhle ist nicht eindeutig möglich. In Übereinstimmung mit Reinbach wird der Recessus frontoturbinalis der Pars posterior der Nase zugezählt, während letztere nicht durch Skelettbildungen vom Recessus maxillaris geschieden ist. Das Vorkommen von 3 Ethmoturbinalia und 1 Frontoturbinalia entspricht den Erwartungen. Erst postnatal entsteht eine Knochenplatte, die von der lateralen Wand der Nasenhöhle ausgeht und den hinteren Abschnitt derselben in zwei Etagen teilt. Frick deutet den dorsalen Raum wohl mit Recht als Recessus frontoturbinalis + frontalis, wäh-

rend der untere Raum der Recessus maxillaris sein könnte. In der Orbitotemporalregion tritt als erster Knorpelkern die Cartilago hypophyseos auf, die der präsellären Schädelbasis zugehört; sehr bald tritt eine Verbindung mit der Lamina trabecularis auf. Ala temporalis und orbitalis werden durch selbständige Knorpelkerne gebildet. Der Processus alaris verbindet die Ala temporalis mit der Trabekelplatte. Die Cartilago pterygoidea besteht aus Sekundärknorpel und erscheint nicht früher als das knöcherne Pterygoid (vgl. dazu Fuchs). Die Ohrkapsel ist sehr groß, besitzt eine einheitliche Fissura basicochlearis und ist deutlich von der Basalplatte abgehoben. Das Tegmen wird durch ein Tuberculum tympani vertreten. Im Laufe der Ontogenese kommt es zur Änderung der topischen Beziehungen zwischen Plexus chorioideus ventr. IV, Flocculus und Fossa subarcuata; im Anschluß daran erfolgt eine ausführliche Diskussion der Ansichten von Delattre, die mit Recht abgelehnt werden.

Eine wertvolle Erweiterung der Kenntnis über die Entstehung der Entotympanica, von denen ein vorderes und hinteres als Sekundärknorpel im tympanalen Bindegewebe angelegt wird, stellt die Beobachtung dar, daß keine Beziehungen zum Tubenknorpel und dem Processus styloides nachweisbar sind. Die Arbeit wird durch ein sehr gründlich zusammengestelltes Literaturverzeichnis beschlossen.

H. Hofer, Gießen.

Marinelli, W. und Strenger, A.: Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. 1. Lieferung. (F. Deuticke, Wien, 1954.) 80 Seiten mit 65 Abbildungen und Originalzeichnungen. DM 30,—. Subskriptionspreis DM 27,—.

Das Werk soll zwei Bände umfassen, von denen der erste in Lieferungen erscheint und die deskriptive Anatomie von 12 Wirbeltiergattungen (*Lampetra fluviatilis*, *Myxine glutinosa*, *Squalus acanthias*, *Acipenser ruthenus*, *Lucioperca sandra*, *Salamandra maculosa*, *Bufo marinus*, *Testudo graeca*, *Varanus griseus*, *Python sp.*, *Crocodylus niloticus* und *Alligator mississippiensis*, *Columba livia*, *Rattus norvegicus*) monographisch in der Form einer sehr genauen Präparationsanleitung darstellen soll. Der zweite Band „wird die einzelnen Organsysteme in der üblichen vergleichenden Art behandeln und so das Material zur Ableitung allgemeiner morphologischer Sätze beibringen“. Hervorgegangen ist das Werk aus den Kursanleitungen, die unter der seinerzeitigen Direktion von Jan Versluys den ganztägig arbeitenden Kursteilnehmern in die Hand gegeben wurden. Es ist sehr zu begrüßen, daß dieses Programm in etwas veränderter Form, im Prinzip aber gleichbleibend, nun veröffentlicht wird und damit allen zugänglich ist, denn in keinem anderen Kurs oder Kursanleitung wurde diese Fülle von Material geboten und ein solches Arbeitspensum vom Studierenden verlangt, wie in dem „Wirbeltier-Großpraktikum“ des Versluys'schen Institutes. Das Werk wendet sich demnach vordringlich an den Studierenden. Bisher sind davon eine Probeflieferung (Vorwort und Probleme und Methodik der Morphologie) und die erste Lieferung (*Lampetra*) erschienen. Ref. wird hier nur den Abschnitt „Probleme und Methodik der Morphologie“

besprechen: *Lampetra* soll im Zusammenhang mit *Myxine* referiert werden, welche Lieferung in Bände erscheinen soll. Die scharfe Unterscheidung von Vergl. Anatomie und Morphologie, die sich schon im Titel ausdrückt, ist wesentlich; sie wird deshalb schon im ersten Gedanken der Einleitung herausgestellt: „Morphologie . . . ist die Lehre von der Gestalt der Lebewesen, aber nicht im Sinne einer einfachen Beschreibung . . ., auch nicht im Sinne einer bloßen vergleichenden Feststellung . . . in einzelnen Merkmalen. Sie hat es sich vielmehr zur Aufgabe gesetzt, ausgehend von der in der Natur gegebenen Mannigfaltigkeit der Formen, Gesetze der Gestaltung der Organismen zu erfassen.“ So sucht der Morphologe, nach Ansicht Marinellis, „aus der Erfahrung zu einer Theorie der Gestalt des Lebendigen zu gelangen“. Die Morphologie geht über den reinen Vergleich der Gestalten hinaus und „gewinnt ihren besonderen Standpunkt, durch die Hypothese, daß sich die Körper der Lebewesen aus identischen Teilen aufbauen. Diese Bauteile sind der Idee nach gleich . . . Ihre Identität ergibt sich aus dem gemeinsamen Bauplan“. Damit gewinnt der Bauplan für die Morphologie eine zentrale Stellung und über ihn erfolgt die Identifizierung der Bauteile, die selbstverständlich von der jeweils gegebenen Form und Funktion gelöst werden müssen und der Idee nach im Rahmen des Bauplanes gleichgesetzt werden. Die Erkenntnisse der Morphologie liegen nach Marinelli und Strenger auf folgenden Gebieten: „1. Die Mannigfaltigkeiten der Gestalten, untersucht im Hinblick auf die sie gliedernden Baupläne, 2. die Identifizierung der Teile innerhalb der erfaßten Baupläne und 3. die Beziehungen der einzelnen Gestalten innerhalb des Bauplanes zu den Lebenserfordernissen. Es sind also die Problemgebiete der Typen, der Homologien und der Metamorphosen (im Sinne Goethes)!“ Die Funktionsanalyse gehört in den Rahmen der morphologischen Untersuchung, da es sich um die Feststellung einer Seinsgesetzlichkeit handelt. Zwischen Form und Funktion besteht keine Kausalbeziehung, sondern eben eine seinsgesetzliche Beziehung. „Lehrt uns die Beziehung der Gestalten zueinander die gemeinsamen Baupläne kennen, so verstehen wir aus der Beziehung der Einzelgestalt zu ihrer Funktion die Mannigfaltigkeit innerhalb des Bauplanes“. Es wird nicht gesagt, was hier unter „verstehen“ gemeint ist.

Diese kurze Darstellung des Marinelli-Strengerschen Gedankengutes möge genügen. Es ist schwierig, zu einer in einem Vorwort ausgeführten Theorie kritisch Stellung zu nehmen, wenn der wichtigste Teil, die Anwendung derselben auf das heutige Wissensgut, noch fehlt. Jetzt schon erkennt man auf den ersten Blick, daß das, was hier geboten wird, eine wohldurchdachte, mitunter überspitzt gedachte Theorie der Goetheschen, der „reinen“, oder oft auch zurecht „idealistisch“ genannten Morphologie ist. Mit Fleiß und verdienstvoller Gewissenhaftigkeit haben sich die beiden Autoren in dieses Gedankengebäude hineingearbeitet, man wird ihnen aus zwei Gründen dafür Dank wissen: Erstens ist das Verständnis der Reinen Morphologie beim Leser dadurch erheblich vertieft und zweitens wird dem auf dem heutigen Niveau stehenden Morphologen absolut klar, daß mit dieser Morphologie heute

nichts mehr anzufangen ist. Sicher ist der Satz richtig, daß „Jede Feststellung der Ordnung von Beziehungen zwischen Naturerscheinungen ist Naturwissenschaft und bringt Gesetzeserkenntnis“. Bei der Feststellung gesetzlicher Ordnungsbeziehungen konnte die Morphologie aber nicht stehen bleiben, weil diese allein niemals befriedigen konnten. Die reine Morphologie bezieht sich in ihrem ganzen Denken auf den Bauplan. Bei der Festlegung der Baupläne kam es darauf an, welchen Wert dieser oder jener Autor einem bestimmten Strukturmerkmal beimaß. Das entscheidet notgedrungen die persönliche Meinung des Autors. Das „Ergebnis“ der reinen Morphologie ist demnach immer nur eine mehr oder weniger gut begründete Meinung, die solange Bestand hat, als niemand eine bessere hat. Zahllose Beispiele könnten aus der Morphologie der Wirbellosen, aber auch der Wirbeltiere beigebracht werden. Man wird neidlos die Arbeitsleistung und die Denkfreudigkeit der Forscher dieser ersten Epoche der Morphologie bewundern, aber man versteht, daß man sich davon abgewendet hat, weil es eben nicht befriedigt, daß die streng festgehaltenen Lagebeziehungen, die durch die ganze Wirbeltierreihe hindurch vergleichend festgestellt wurden, den Charakter einer Gesetzeserkenntnis hat. Man bezweifelt das nicht, aber man hört ob der Freude eine Gesetzeserkenntnis gewonnen zu haben, nicht mit weiterem Denken auf. Notwendigerweise wurde die Frage nach den Kausalbeziehungen gestellt. Auch wenn im Laufe der Zeit aus dieser Problemstellung neue Forschungszweige und Lehrdisziplinen sich entwickelten, die wir nicht als Morphologie zu bezeichnen gewöhnt sind, so sind doch ihre Ergebnisse in die Grundlagen der Morphologie einzubauen. Es ist kein Zweifel, daß die erste Phase jeder morphologischen Betrachtung die der „reinen“ Morphologie ist und es ist ebensowenig zu zweifeln, daß wir in der Morphologie der Tiere damit noch lange nicht am Ende sind. Zur Lehre von der Gestalt der Tiere ist aber noch die Frage nach den ursächlichen Beziehungen und nach der Phylogenie hinzugekommen, wovon bei Marinelli-Strenger nichts erwähnt wird. Wenn man nur die Idealistische Betrachtungsweise Morphologie sein lassen will, dann bleibt man unter dem Niveau, daß unsere Wissenschaft in ihren Fragestellungen und Ergebnissen seit mehr als siebenzig Jahren schon hat! Damals wären die Ausführungen der beiden Autoren über Probleme und Methodik der Morphologie sehr anregend und verdienstvoll gewesen, heute treffen sie den Kern nicht mehr. Man vergewärtige sich, daß die Ausführungen von Marinelli-Strenger auch vor Gegenbaur hätten geschrieben werden können. Sicher kann man mit den beiden Verfassern den Standpunkt ablehnen, daß nur die Kausalforschung Naturwissenschaft sei. Dort wo eine solche schon seit längerem betrieben wurde und Ergebnisse vorliegen (gerade zum Form-Funktionsproblem ist dies der Fall), müssen sie in Problematik und Methodik eingebaut werden. Dies verlangen wir heute um so nachdrücklicher, als man dem in der Natur gebotenen Phänomen der tierischen Formen nicht gerecht wird, wenn man die Formenmannigfaltigkeit, indem man aus ihr nur Baupläne herausliest, nur als vielfach gestufte Ähnlichkeiten sieht und dabei unbemerkt läßt, daß die Fülle der Formen

eindeutig historischen Charakter trägt, sich also als „geworden“ darstellt. Hierin liegt die Notwendigkeit der phylogenetischen Betrachtungsweise in der Morphologie begründet, ohne die wir heute nicht auskommen. Marinelli und Strenger sagen von ihrem Standpunkte aus mit Recht, die Morphologie treffe „Seinsfeststellungen“, nicht „Geschehensfeststellungen“. Damit ist ein ungeheuer großer Problemkreis, den wir den Objekten selbst ablesen können, einfach nicht beachtet! Wenn die beiden Autoren — die Mannigfaltigkeit innerhalb der Baupläne aus den Beziehungen der Einzelgestalt zu ihrer Funktion verstehen wollen, so ist das falsch. Immer dort, wo funktionelle Erklärungsprinzipien konsequent herangezogen wurden, zeigte sich, daß sie gerade die Formenmannigfaltigkeit nicht erklären; dazu liegt eine ziemlich ausgedehnte Literatur vor. Das wechselnde Muster der Hirnwindungen, die Form der Leber, die Zahl der Phalangen und Fingerstrahlen bei Polydactylie und Polyphalangie, die stark variierende Zahl der Einzelelemente bei Wirbelsäulen niederer Formen sind nur einige, m. W. weitbekannte Beispiele. Was über die Ausgestaltung primitiver Formenkreise bekannt ist, wird heute sowohl von genetischer als auch palaeontologischer Seite vielfach gegen eine strenge Form-Funktionsrelation gedeutet, worüber ebenfalls die neuere Literatur (nach Goethe!) vieles beizutragen hat.

Schließlich sei nochmals betont, daß abschließend erst geurteilt werden kann, wenn der zweite Band vorliegt, der zeigen wird, was aus dem heutigen morphologischen Wissensgut wird, wenn es nach den von den beiden Autoren entwickelten Prinzipien geordnet vorgetragen wird. Schon jetzt sei gesagt, daß die Abbildungen von Fräulein Wimmer ganz hervorragend gut sind und daß die Ausstattung des Werkes durch den Verlag mustergültig ist.

H. Hofer, Gießen.

Voss, Hermann: Bibliographie der Menschenaffen (Schimpanse, Orang, Gorilla). (VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1955.) VIII, 163 Seiten, Gr.-8°; Brosch. DM 12,30.

In der vergleichenden Anatomie findet sich eine sehr merkwürdige Situation: Ihre Kernfrage ist die morphologische Interpretation des Baues des Menschen. Diesem am nächsten stehen die Primaten, und zwar die Menschenaffen. Obwohl über die Primaten und die Menschenaffen seit langem außerordentlich intensiv gearbeitet worden ist, wurde doch eine moderne zusammenfassende Darstellung ihrer Anatomie in weiterem Umfange nicht unternommen. Neben vielen anderen Gründen liegt einer darin, daß die einschlägige Literatur in zahlreichen Zeitschriften verstreut ist, und es eines erheblichen Arbeitsaufwandes bedarf, diese zusammenzusuchen. Wer nicht in die Primatologie eingearbeitet war, konnte sich kaum ein Bild über die Wissenslücken und das Wissensgut machen, das schon vorlag. Dieser von allen Autoren empfundene Mangel führte dazu, daß während des Krieges Ruch seine Bibliographie der Primatenliteratur herausbrachte (Baltimore, 1941), die das Gesamtgebiet der Primatologie berücksichtigte und daß Voss daranging, seit etwa 25 Jahren die Literatur über Menschenaffen zusammenzustellen. Damit sollte die Voraussetzung für eine „monographische oder hand-

buchmäßige Darstellung der Anatomie der einzelnen Menschenaffen“ geschaffen werden. Dieser Wunsch ist durchaus verständlich und hier sei eingefügt, daß eine handbuchmäßige, in mehreren Bänden erscheinende „Primatologie“ im Kommen ist und wohl noch in diesem Jahre mit dem ersten Band zu rechnen ist (S. Karger, Basel). Voss hat die Berichtszeitschriften und die anatomischen Zeitschriften vollständig durchsucht und alles, was mit der Morphologie der Menschenaffen zusammenhing, zusammengestellt. Man muß berücksichtigen, welche enorme Arbeitsleistung dies erforderte und muß beachten, daß es dem Autor unmöglich sein mußte, jede Arbeit selbst zu lesen, um zu verstehen, daß trotz redlichsten Bemühens die Bibliographie nicht vollständig sein kann: Anatomische Arbeiten, aus deren Titel nicht zu entnehmen ist, daß ihr Autor sich auch mit Menschenaffen beschäftigte, sind z. T. nicht erfaßt; es sei nur auch Hochstetters große Monographie über die Harte Hirnhaut und ihre Fortsätze bei den Säugern erinnert, in der ein erhebliches Kapitel den Menschenaffen gewidmet ist, und die nicht erwähnt ist. Auch sonst weist die Bibliographie Lücken auf; O. Abel „Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere“ ist nicht erwähnt, obwohl dort sehr viel über Menschenaffen zu finden ist. Leider wird das palaeontologische Schrifttum sehr erheblich zu wenig berücksichtigt, was um so bedauerlicher ist, als gerade dort sehr viel vergl. anatomische Befunde mitgeteilt und verwertet werden und weil ein vergl. anatomisches Arbeiten heute ohne Berücksichtigung der Phylogenie und Palaeontologie kaum mehr vertretbar ist. Ref. würde deshalb bei einer Neuauflage empfehlen, die Abschnitte über Psychologie, Serologie, Pathologie, Physiologie und Parasitologie, die nach des Verfassers eigener Meinung nicht annähernd genügend vollständig sind, wegzulassen und dafür die Anthropogenie und Phylogenie und Palaeontologie in Berücksichtigung zu ziehen. Ref. ist auch der Meinung, daß in dem für den Anatomen sehr wichtigen Abschnitt über die Biologie, die Jagdliteratur, insbesondere die ältere, wegleiben könnte. Mit dem Hinweis auf die not- und zeitgebundene Lückenhaftigkeit der Bibliographie, soll weder die Absicht noch die Leistung des Autors geschmälert werden, die beachtenswert bleibt. Nur muß der Benützer des Buches sich vor Augen halten, daß er keineswegs der Arbeit eigenen mühevollen Literatursuchens enthoben ist, wenn er die Voss'sche Bibliographie zur Hand hat.

H. Hofer, Gießen.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Göttingen
Direktor: Prof. Dr. E. Blechschmidt

Entwicklungsfunktionelle Untersuchungen am embryonalen Eingeweidesystem

(Bauprinzipien der Eingeweide, Beobachtungen zur Frage der funktionellen Bedeutung des Keilepithels und der ventrikulären Mitosen)

Von

E. Blechschmidt¹

Mit 14 Abbildungen im Text)

(Eingegangen am 10. August 1954)

Einleitung

Die Histogenese der glatten Muskulatur ist weitgehend bekannt. Wie wir seit T a n d l e r (1900) und L e w i s (1911) genauer wissen, entsteht beim Darm zuerst die Ringmuskulatur und danach die Längsmuskulatur. T a n d l e r beobachtete die jüngsten Stadien bei einem 12,5 mm großen menschlichen Embryo. Die Ringmuskulatur ist um die Mitte des II. Monats im Duodenum nachweisbar. Sie reicht zu Beginn des III. Monats von da bis zum Caecum. Schon in dieser Entwicklungsperiode sollen die meisten Fermente des Magen-Darmkanals in dem primitiven Darminhalt feststellbar sein. Die routinemäßig nachweisbaren Materialveränderungen der Darmwand während dieser Entwicklung sind bekannt. Unbekannt ist jedoch die Entwicklungsdynamik der Darmwand. Infolgedessen sind auch die entwicklungsdynamischen Ursachen dafür, daß die Ringmuskulatur innen von der Längsmuskulatur entsteht, umstritten. Eine Klärung dieser scheinbar sehr nebensächlichen Frage wird jedoch von Interesse, sobald das Problem der Bauprinzipien des Eingeweidesystems zur Orientierung über viele spezielle Fragen angegangen werden muß.

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Untersuchungstechnik und Untersuchungsobjekt

Der Fragestellung entsprechend ist die Untersuchungstechnik die nämliche wie in meinen vorangehenden Untersuchungen (Z. Anat. Ent. 1954 u. 1955). Wir untersuchen regional vergleichend. Wir vergleichen die im Körper des Embryo lokal verschiedenen Entwicklungsbewegungen unter dynamischen Gesichtspunkten. Die Vergleichsobjekte sind: Der frühembryonale Respirationstrakt, besonders bei 3—13 mm großen menschlichen Embryonen, die Trachea einschließlich Kehlkopf bei 10—50 mm großen Embryonen, der embryonale Oesophagus, sowie die großen Bauchorgane, Pankreas, Leber und die primäre Darmschleife bei Embryonen während des II. und III. Entwicklungsmonats.

Befunde¹

1. Funktionelle Faktoren bei der Differenzierung des Entoderm zum primitiven Darmrohr und zum primitiven Respirationstrakt

Bei einem 3,4 mm großen Embryo ist die epitheliale Anlage des Respirationstrakts lokal ungleich gewölbt (Abb. 1). Sie ist gegen die epitheliale Anlage des Oesophagus spitzwinklig abgesetzt, jedoch nicht gegen die epitheliale Anlage des Pharynx. Der caudal gelegene Boden der blindsackförmigen Anlage ist zwischen (1) und (4) dicker als die ventrale Wand bei (2; 2') (Abb. 1). Diese geht ventro-kranialwärts in ein allmählich dünn auslaufendes Epithel über. Dort ist das Flächenwachstum des Entoderm, wie wir noch sehen werden, vergrößert. Das Begleitbindegewebe der epithelialen Anlage des Respirationstrakts ist ventral neben (4) mit den Hauptrichtungen seiner Zellkerne longitudinal, dagegen zwischen (L) u. (1) nahe seiner Wurzel nicht longitudinal ausgerichtet. Es hat bei dem abgebildeten Ausschnitt des 4,2 mm Embryo zwischen den Anlagen des Oesophagus und der Trachea eine Hauptrichtung circulär zur Längsachse des primitiven Oberdarms (nicht abgebildet). Während das wachsende Herz (3 bzw. 5) sich unter der Haut des Embryo an der Vorderwand der Anlage des Respirationstrakts ventro-kaudalwärts in Richtung des Pfeiles (Schema Abb. 1) vergrößert, nimmt es das ventral über den Oesophagus überhängende Epithel, das die Anlage des Respirationstrakts darstellt, kaudalwärts mit. Das Epithel rückt abwärts. Es begleitet das deszen-

¹ Die Bewegungsgrößen der wachsenden Hohlorgane waren bisher nicht systematisch untersucht. Wir zeigen deshalb im folgenden mehrere Originalabbildungen von Entwicklungsbewegungen.

dierende Herz. Der Beginn dieser Entwicklungsbewegungen wird durch die Entfaltung der Leber und die Entstehung des Pankreas eingeleitet (Pfeile Abb. 2). Dieser Entwicklungsprozeß ist histochemisch, entwicklungsphysiologisch und genetisch besonders kompliziert und einstweilen in seinen tieferen Ursachen im einzelnen nicht aufgeklärt. Jedoch lassen sich die funktionellen

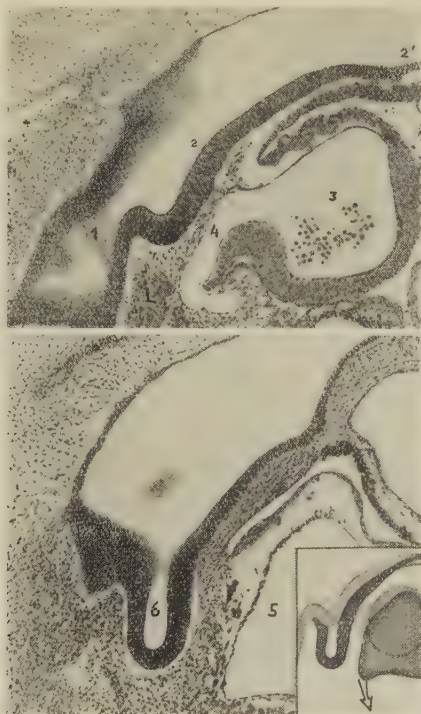


Abb. 1. Entwicklungsbewegungen des Respirationstrakts bei 3,4 mm bis 4,2 mm großen menschlichen Embryonen (2123 und 2134). Unterhalb (kaudal) von (2) bzw. ventral von (1) = Anlage des Respirationstrakts (6). L = noch hochstehende Leber. Im unteren Schnittpräparat keine Leber im Schnittbild sichtbar. Im Entwicklungsstadium des Embryo 4,2 mm ist die Leberanlage bereits im Begriff sich entsprechend der Aufrichtung des Herzens in Richtung des unteren Pfeiles Abb. 2 zu verlagern. 3 und 5 = Einflußbahn des Herzens. 4 = einmündende Vene, s. hierzu Abb. 2 u. 3. Der Pfeil im Schema Abb. 1 entspricht dem oberen Pfeil im Schema Abb. 2. Vgl. hiermit die Abbildungen in Acta Anat. 1955. Vergr. 66mal

Grundlagen dieser Entwicklung verhältnismäßig leicht aus der Topogenese, aus der Lageentwicklung der Eingeweide, ersehen. Diese gibt im Laufe des II. Entwicklungsmonats den Rahmen für die ganze Form- und Strukturentwicklung aller Organe in der Kopf-Hals-Region. Die Differenzierung des embryonalen Oeso-

phagus und der embryonalen Trachea wird von den Entwicklungsbewegungen aller großen Organsysteme in ihrer Nachbarschaft beeinflußt. Wie wir sehen werden, macht darin die Differenzierung des Entoderm und seines Begleitbindegewebes im Prinzip keine Ausnahme von beliebigen anderen bisher unter funktionellen Gesichtspunkten untersuchten Differenzierungsvorgängen (Blechschmidt 1954, 1955).

Vergleichen wir die Entwicklungsbewegungen bei 2 bis 4 mm großen menschlichen Embryonen im Gebiet der Herz- und Lungen-

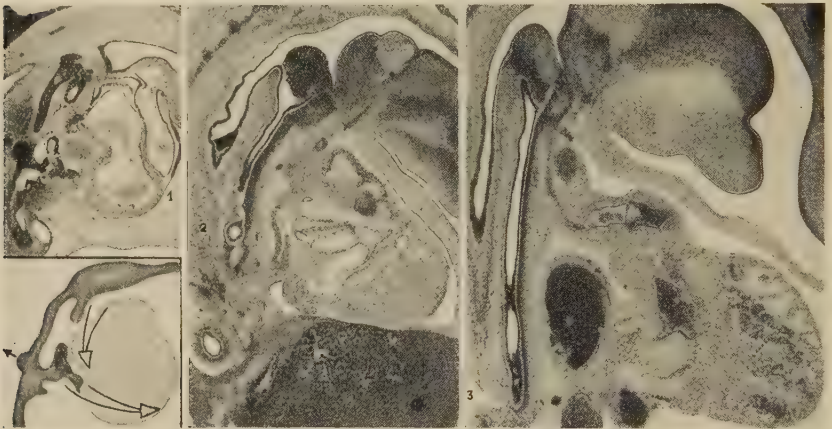


Abb. 2. Topogenetischer Zusammenhang zwischen dem embryonalen Herzen und den embryonalen Organen der tieferen Halsregion („Aufrichtung“ des Herzens). Vgl. hiermit Abb. 3. Links = Embryo 4,2 mm (2136). Mitte = Embryo 10 mm (2137). Rechts = Embryo 13,5 mm (2138). Im Stadium links liegt die Leber hinter dem Herzen, im Stadium rechts dagegen unter dem Herzen. Links neben (1) Herz. Bei (2) Oesophagus flach geschnitten. Unterhalb (3) Lunge. Vergr. 18mal

anlagen miteinander, so finden wir, daß die normale Entwicklung der gesamten Eingeweide oben im Rumpfgebiet topogenetisch mit der Herzentwicklung gekoppelt ist (Abb. 2). Während das wachsende Herz deszendiert und sich dabei mit seiner Spitze aufrichtet (Abb. 2), entstehen topogenetisch gemeinsam mit dem Respirationstrakt auch der Oesophagus, der Magen sowie die Leber und das Pankreas nach ein und demselben Gesetz der funktionellen Beanspruchung der embryonalen Anlagen (Blechschmidt 1955, Pfeile Schema Abb. 2). Die komplizierten Vorgänge jeder Organentwicklung sind regelmäßig allgemeineren entwicklungsdynamischen Gesetzen unterworfen. Nach diesen Gesetzen steht ein Organ schon frühembryonal mit seinen Nachbarn in einem Be-

wegungszusammenhang. Je mehr sich mit der fortschreitenden Krümmung des Emrbyo das primitive im Wachstum befindliche Rückenmark in Richtung des kleinen Pfeils (Schema Abb. 2) dorsalwärts vom primitiven Darmrohr entfernt, desto deutlicher kommen mit fortschreitendem Wachstum des Herzens die topographischen Beziehungen der im Schema Abb. 2 abgebildeten Organsysteme zum Vorschein (Pfeile im Schema Abb. 2). Dabei

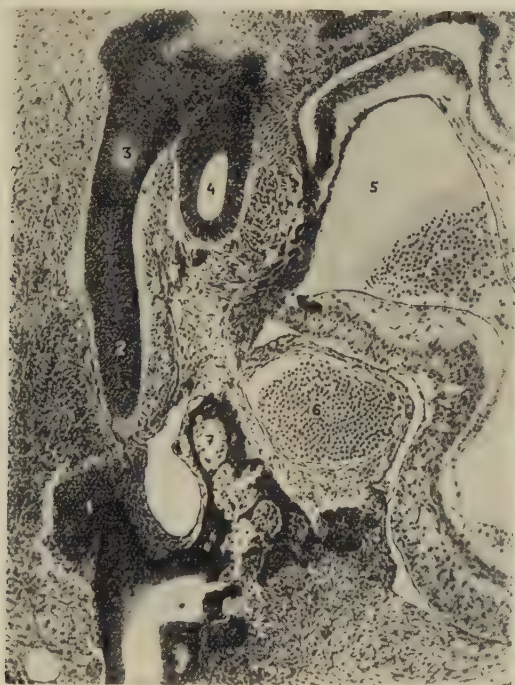


Abb. 3. Ausschnitt aus den Präparaten Abb. 2 bei stärkerer Vergrößerung. 1 = Pankreas, 2 = Magen, 3 = Oesophagus, 4 = Respirationstrakt, 5 = Vorhof des Herzens, 6 = Sinus venosus cordis, 7 = Leber im Begriff sich ventro-kaudal entsprechend dem Schema Abb. 2 zu verlagern. Bei 2 = ebenfalls entsprechend dem Schema Abb. 2 längsverkürzte Magenanlage. Vergr. 80mal

stellt sich das Bindegewebe des Septum transversum vorzugsweise in Richtung des unteren Pfeiles Abb. 2 ein (Abb. 3. rechts unten). Die Entwicklung des Septum transversum und der großen Darmdrüsen ist kein Vorgang, der ausschließlich als eine lokale Entwicklung allein beurteilt werden kann.

Damit soll zunächst nur festgestellt sein, daß die Untersuchung von „Entwicklungsbewegungen“ (Bleichschmidt) bestimmte Topogenetische Zusammenhänge zeigt, die

mit den üblichen tierexperimentellen Methoden gar nicht erfaßt werden können. Dies muß ausdrücklich hervorgehoben werden, weil noch immer von zahlreichen Autoren, denen morphologische Fragestellungen fern stehen, scheinbare Einwände erhoben werden. Der Leser wird mir erlassen, die entsprechende Literatur zu zitieren.

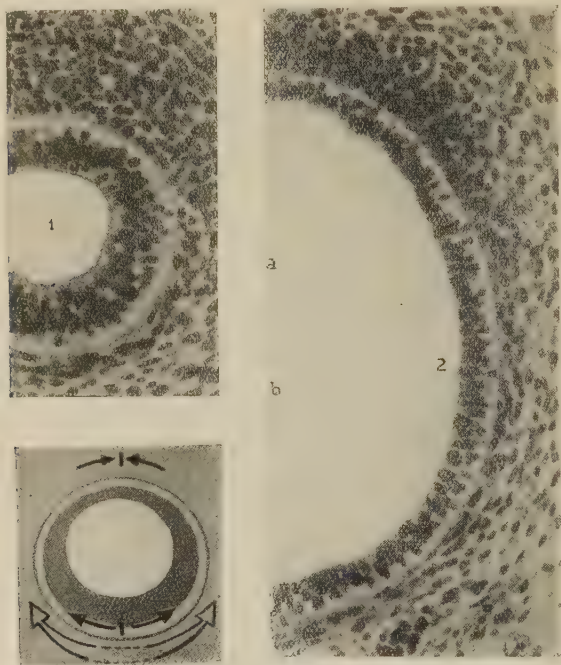


Abb. 4. Entwicklungsbewegungen der Trachea. 1 = Entwicklungsstadium Embryo 11 mm, 2 = Entwicklungsstadium Embryo 20 mm. Bei a = Bindegewebe mit abgeplatteten Zellkernen. Bei b = verdichtetes Bindegewebe mit kugeligen Zellen (Vorknorpel). Bei der Weiterentwicklung zu Knorpelzellen platten sich diese Zellen tellerförmig entsprechend dem Schema ab. Vergr. 228mal

2. Die unterschiedlichen Entwicklungsbewegungen des Oesophagus und der Trachea. Funktionelle Faktoren bei der Differenzierung der Trachea

Sobald der Respirationstrakt sich von dem oberen Teil des Darmrohrs, dem „Oberdarm“, abgezweigt hat, verlaufen die Entwicklungsbewegungen beim Respirationstrakt und beim Oesophagus verschieden. Während die epitheliale Anlage der Trachea dorsal dicker wird als ventral (Blechschmidt 1948), flacht sich ventral die Basalmembran ohne stärkere Dehnung ab und staucht das angrenzende Bindegewebe in Richtung des konvergenten Doppelpfeils Abb. 4 eng zusammen. Dorsal dagegen wird

das Bindegewebe in Richtung der unteren Pfeile dilatiert. Im Gebiet der Wachstumsdehnung (Dilationsfeld, Blechschmidt 1948) differenziert sich das Bindegewebe zur Muskulatur des Paries membranaceus. Nur ventral entsteht das Knorpelskelett der Trachea.

In dem Verdichtungsgebiet ventral vor der wachsenden Trachea reagieren die Bindegewebszellen auf ihre Beanspruchung folgendermaßen: Während der Umfang der wachsenden Trachea größer wird, platten sich die Bindegewebszellen, die ventral vor der Verdichtungszone liegen, ab (Abb. 4 oben). Die Zellkerne dieses Bindegewebes erscheinen sowohl in Längsschnitten als auch in Querschnitten einer embryonalen Trachea mehr lang als breit. Nur im Vorknorpel werden die Zellkerne von allen Seiten her eingengt und kugeln sich ab. Der Grad der Abkugelung ist nicht bei allen Zellen der Skelettanlage gleich, da die Basalmembran, die sich ventral zwischen dem Epithel und dem anfangs ungegliederten „desmalen“ Skelett der primitiven Trachea befindet (Abb. 2 Mitte), während der Begradigung der Trachea (Abb. 2 mittleres und rechtes Bild) sich zur Zeit der Straffung des zwischen dem Herzen und der Trachea gelegenen longitudinalen Bindegewebes in Falten legt, die sagittal als Wellung erscheinen (Schema Abb. 5). Im Verlauf der Faltung gliedert sich das desmale Trachealskelett unter Bildung der vorknorpeligen Trachealspangen (Abb. 5 rechts). Nunmehr finden wir die Mitosen ungleich verteilt. Die Zellen erscheinen noch mehr als bisher lokal verschieden beansprucht. Die in Mitose befindlichen Zellen scheinen bevorzugt mit innerer Arbeit beschäftigt und fast gar nicht äußerer Beanspruchung unterworfen. Nicht alle Bindegewebszellen scheinen gleich alt. Nicht alle reagieren gleich auf das Wachstum des Entoderm. Nur diejenigen Bindegewebszellen, die seit Beginn der Stauchung extrem beansprucht waren, scheinen sowohl in Querschnitten als auch in Längsschnitten einer jungen embryonalen Trachea besonders groß. Nur dort, wo die ehemals abgeplatteten Zellen sich frühzeitig abkugeln und bald besonders groß werden, erscheint das Gewebe bei etwa 13 mm großen Embryonen zur Anlage der Trachealspangen verdichtet (Abb. 5). In diesen Differenzierungsgebieten werden die Zellen nach Evakuierung des Wassers aus der umgebenden Grundsubstanz so groß, daß sich ihre Kerne im Gesichtsfeld gegenseitig überschneiden (Anlagen der Trachealspangen bei 1 und 2 in Abb. 5).

Eine Stauchung des Zellgewebes im grobmechanistischen Sinn läßt sich nicht nachweisen. Die Pfeile in unserem Schema bedeuten also nur eine Biomechanik, aber keine Mechanik im mechanistischen Sinn. Was wir Entwicklungsdynamik nennen ist ein biologisches Prinzip, ein Entwicklungsprinzip, aber nicht ein und dasselbe wie Dynamik und auch nicht ein und dasselbe wie Ent-

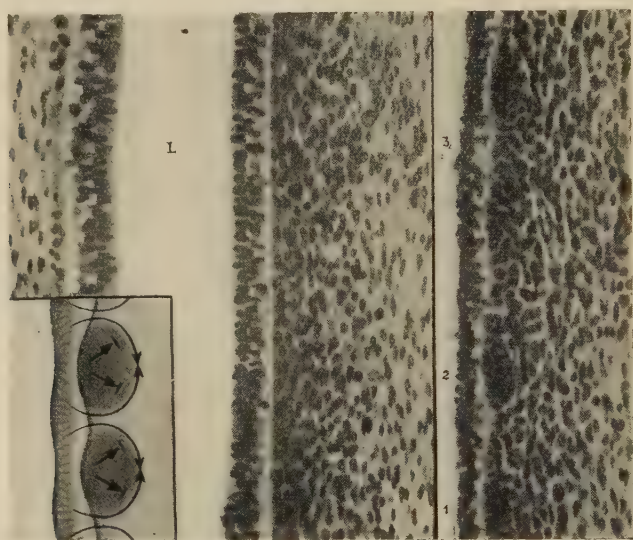


Abb. 5. Entwicklungsbewegungen der Trachealspangen. Links = Vorder- und Rückwand der längsgeschnittenen Trachea eines 13,5 mm Embryo (2131). Rechts = ventrale Wand der Trachea eines 17 mm großen Embryo (1926). Neben 1 und 2 = Trachealspangen quer zu ihrer Längsachse geschnitten. Bei 2 = verdicktes Epithel zwischen zwei Trachealspangen, vgl. Abb. 5 mit Abb. 6. Vergr. 210mal

wicklung. Demgemäß beschreiben wir mit unseren Abbildungen nur Entwicklungsfaktoren, aber nichts von dem, was sich nur mit physiologischen Methoden erarbeiten läßt.

Beim Oesophagus, den ich in Abschnitt 4 noch zum Vergleich berücksichtigen werde, konnte ich eine ähnliche Struktur des Begleitbindegewebes des Entoderm unter den normalen Entwicklungsbedingungen nicht beobachten. Dort fehlt — nach dem Dargelegten entwicklungsfunktionell verständlich — sowohl die lokale Differenzierung des Bindegewebes zu Knorpel, als auch die lokale Differenzierung einer schmalen Wand von Muskulatur, entsprechend des *Paries membranaceus*. Gleichwohl differenziert sich auch der Oesophagus nach dem gleichen entwicklungsdynamischen

Prinzip wie die Trachea. Wir kommen hierauf im nächsten Kapitel zurück.

Bei stärkerer Vergrößerung läßt sich folgendes nachweisen: In dem primitiven Begleitbindegewebe des Trachealentoderm sind die Gewebsvakuolen der primitiven Grundsubstanzräume und ihre Cytoplasmawände anfangs abgeplattet. Die zunächst vakuolär verteilte Grundsubstanz und die Plasmastraßen zwischen den Grundsubstanzherden erscheinen zunächst sowohl in Längsschnitten als auch in Querschnitten länger als dick. Die Bindegewebsmaschen haben in Längsschnitten longitudinale, in Querschnitten zirkuläre Hauptrichtung. Sie erscheinen z. Z. ihrer ersten Differenzierung in Querschnitten zirkulär zur Längsachse der embryonalen Trachea angeordnet. In dem Tracheaentoderm dagegen sind die Strukturelemente mit ihren Hauptrichtungen radiär zur Längsachse der embryonalen Trachea ausgerichtet. Im Entoderm der Trachea stehen die Zellgrenzen radiär. Zwischen diesen Zellgrenzen erscheint das Plasma gequollen. Die Zellkerne sind wohl durch den Quellungsdruck des nahrungsaufnehmenden Plasmas gegen das Lumen der Trachea abgedrängt. Diese Strukturverteilung stützt unsere Annahme, daß das Entoderm der Trachea sein Begleitbindegewebe parallel zur Basalmembran auseinander treibt (Schema Abb. 4). In dem funktionellen System Entoderm und Begleitbindegewebe des Entoderm sehe ich deshalb den epithelialen Anteil als den treibenden, dagegen den bindegewebigen Anteil als den getriebenen Gewebsabschnitt an. Solche aktive Funktion des Epithels ist nur denkbar, wenn wir annehmen, daß die Zellwände durch die Stauchung radiär zur Längsachse der Trachea auf Zug beansprucht werden. Dieser Zug ist in dem mittleren Pfeilpaar Abb. 4 durch den Querstrich zwischen den beiden Pfeilen angedeutet. Ohne Radiärverspannungen im Entoderm wäre das bevorzugte Wachstum des Epithels parallel der bekanntlich wohl gespannten Basalmembran (also das Flächenwachstum, das Abb. 4 demonstriert) nicht denkbar. Aus bekannten physikalischen Gründen sind wir gezwungen anzunehmen, daß dabei im lebendigen Organismus ähnlich wie in elastischen Körpern die Hauptdruckrichtungen senkrecht zu den Hauptzugrichtungen stehen. Dies deuten wir durch unsere Pfeilzeichen an, indem wir regelmäßig zwischen den Druckpfeilen Querstriche zeichnen. Ich habe 1948 an mehreren Beispielen demonstriert, daß in dicken Epithelien die Zellkerne sich zunächst regelmäßig ober-

flächlich lagern. Die bekannte basale Einstellung der Zellkerne in den sog. hochprismatischen Epithelien späterer Entwicklungsstadien erfolgt erst, wenn die anfängliche Wachstumsintensität des Epithels abgeklungen ist. Solange noch eine breite cytoplasma-reiche Basalschicht in einem dicken Epithel besteht (Abb. 4), ist die Entfaltungsarbeit des wachsenden Epithels gegen den Widerstand des angrenzenden Begleitbindegewebes noch groß (Schema

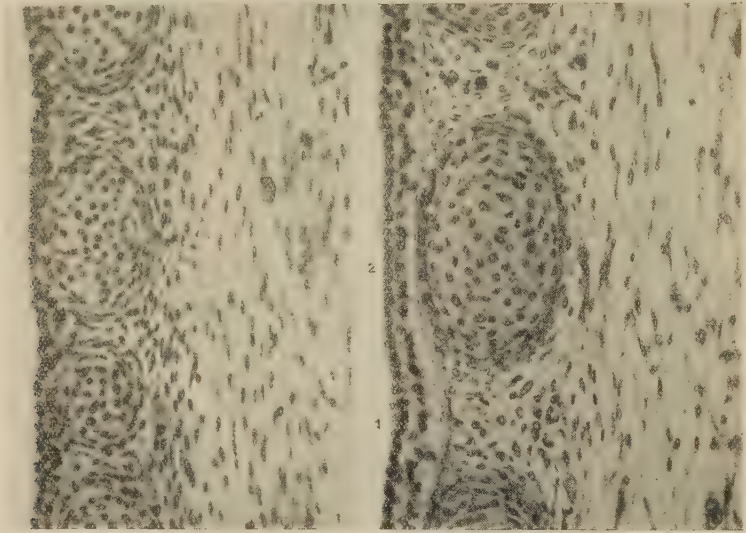


Abb. 6. Dasselbe wie in der vorigen Abbildung bei einem 26 mm und einem 35 mm Embryo in derselben Vergrößerung wie dort. (Nr. 1931 und 1930.) Vergr. 210mal

Abb. 4). Daher finden wir bei den dicken, noch in lebhaftem Wachstum befindlichen Epithelien regelmäßig die Zellteilungen ventrikelnah (ventrikuläre Mitosen) beschrieben. Solche ventrikulären Mitosen zeigen u. a. auch das embryonale Rückenmark, und analog der embryonale Magen, der embryonale Dünndarm, die embryonale Lunge u. s. f. Auch hier liegt eine offenkundige Entwicklungsregel und nicht nur ein rein lokaler (*nur spezifischer*) Entwicklungsprozeß vor. Wenn wir die Zellen des beschriebenen Epithels nach meinem Vorschlag 1948 als keilförmig und demgemäß das ganze Epithel, das diese Zellen enthält, als Keilepithel bezeichnen, so ist damit etwas über die Bauprinzipien eines Keilepithels ausgesagt: Keilepithelien haben durch die Keilform ihrer Zellen eine besondere Stammkörperfunktion (Beispiel Roux' Arch. 148, Abb. 1).

Je mehr sich die Basalmembran mit dem Wachstum der Trachea abflacht, desto mehr werden die ventrikulären Mitosen bei ihrer Arbeitsleistung entlastet. Nur in der entlasteten Epithelschicht, die reich an ventrikulären Mitosen ist, haben die Mitosen Platz, ihre Spindelachse zwischen den Tochterkernen wie bei (2) in Abb. 5 parallel zur Oberfläche des Epithels einzustellen. Ähnliche Fälle habe ich 1948 und 1955 beim embryonalen Rückenmark beobachtet. Auch dort zeigte sich, daß zwischen der Lage, der äußern Form und der Struktur der Epithelien ein konstruktiver Zusammenhang besteht. Die Differenzierungsbewegungen der älteren Trachea lassen sich aus Abb. 6 ersehen. Unser Schema in der vorangehenden Abbildung gibt hierzu die Erläuterung.

3. Funktionelle Faktoren bei der Differenzierung des Kehlkopfs

Am proximalen Ende des embryonalen Respirationstrakts nimmt die Wanddifferenzierung der örtlich besonderen Beanspruchung entsprechend extreme Formen an. Dort finden wir folgende Entwicklungsbewegungen. Während der Deszensus des Herzens fortschreitet, verbreitert sich das Hinterhaupt. Durch diese Entwicklungsbewegungen wird das Bindegewebe zwischen der Felsenbeinanlage einerseits und dem kaudalen Ende der Trachea andererseits zu einem straffen kaudalwärts verschmälerten Trichter ausgerichtet (Pfeile Abb. 7). Das ausgespannte Bindegewebe bestimmt die Grenzen für die Kehlkopfentwicklung (Abb. 7). Unter den gegebenen Randbedingungen kommen Wachstumsdifferenzen zwischen Epithel und Bindegewebe zustande (Pfeile Abb. 8, unten). Die Wachstumsdifferenzen bedingen die Differenzierung im Inneren des Kehlkopfgebiets. Wie das Schema Abb. 8 erläutert, entsteht bei dieser Differenzierung der Schildknorpel nach dem gleichen Prinzip, das für die Trachealspangen gilt, wieder in einem Verdichtungsgebiet. Die Befunde entsprechen denen des Ohrknorpels (Blechschmidt 1955). Funktionell analoge Verhältnisse sind bei der Schädelbasis, bei der Wirbelsäule und bei der Nasenkapsel nachweisbar. Auch dort fand ich Entwicklungsregeln, die wieder zum Teil nur mit den Methoden entwicklungs-kinetischer Untersuchungen erläutert werden können.

Wie aus Abb. 7 hervorgeht, ist die Topogenese des Kehlkopfs eine wichtige Vorbedingung für die Differenzierungsbewegungen sämtlicher Schlundtaschenorgane. Auch im Kehlkopfgebiet besteht

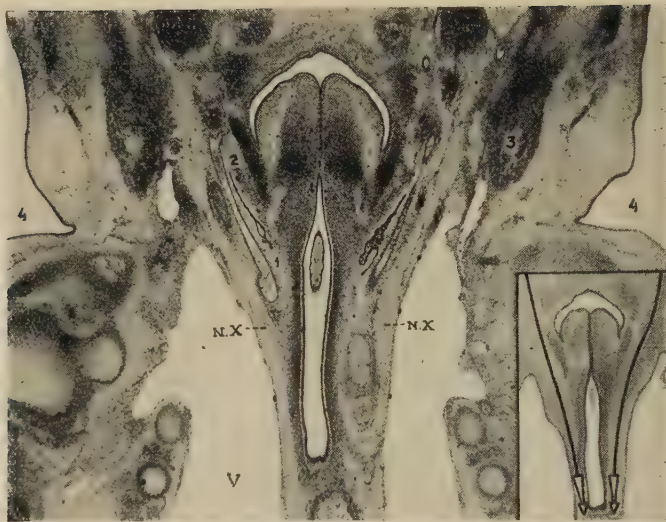


Abb. 7. Entwicklungsbewegungen des Kehlkopfes bei einem 15 mm großen Embryo. Bei 1 = mächtiger parallelfaseriger Bindegewebsstrang, die A. carotis com. und den N. X. führend; Oberhalb 1 = Schilddrüse, rechterhand von 2 = Schildknorpel, 3 = M. sternocleido-mastoidæus. 4 = Halskerbe. Am oberen Bildrand in Verlängerung von N. X. Ganglion nodosum. Am Bildrand (V): V. jugularis. Vergr. 24mal

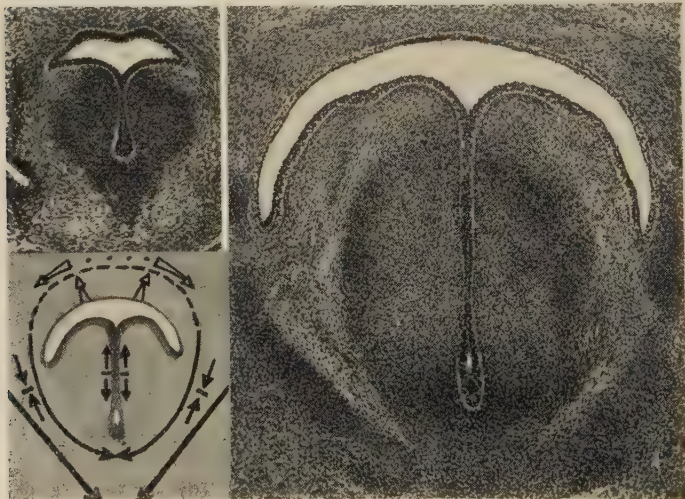


Abb. 8. Dasselbe Differenzierungsgebiet wie zuvor bei einem 8 mm und 18,5 mm großen menschlichen Embryo (2157, 2156). Die Schnittebenen liegen etwas schräger als zuvor. Obere Pfeile = Dehnungsfeld der Pharynxmuskulatur in die Schnittebene projiziert. Pfeile seitlich = Kontusionszone im Differenzierungsgebiet des Schildknorpels. Vergr. 55mal

zwischen Lage, Form und Struktur der Halseingeweide ein konstruktiver Zusammenhang.

4. Funktionelle Faktoren bei der Differenzierung des Oesophagus

Auch beim wachsenden Oesophagus ist das Bindegewebe zunächst als Begleitbindegewebe des Epithels, d. h. nicht als Leitstruktur, sondern als Begleitstruktur in Funktion. Auch dort ist das Bindegewebe bekanntlich Gefäßträger, also Lieferant

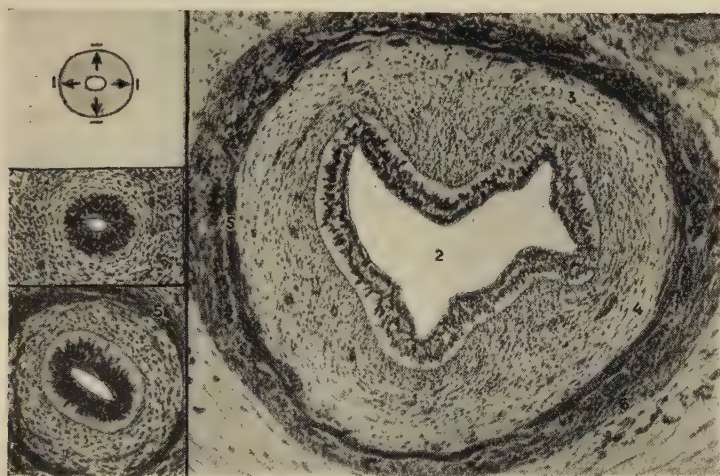



Abb. 9. Entwicklungsbewegungen des Oesophagus bei einem 7,5 mm; 16,6 mm und 37 mm großen menschlichen Embryo (2116, 2118, 2119). Bei 1, 3, 4 = noch undifferenziertes Bindegewebe, das von dem wachsenden Epithel in Lücken der Ringmuskulatur (5) hineingedrängt wird. Über 2 = Längsfalte im Querschnitt. Vergr. ca. 100mal¹

von Energie, dagegen das Epithel der Hauptenergieverbraucher. Wie Abb. 9 demonstriert, vergrößert sich das wachsende Oesophagusentoderm vorzugsweise flächenhaft. Sein Flächenwachstum führt hier zu besonderen Verdrängungen des Bindegewebes. Je mehr das Entoderm des Oesophagus dem angrenzenden Bindegewebe Nahrung entzieht und dabei seine Oberfläche mehr als sein Volumen vergrößert (Abb. 9), desto mehr entsteht eine Wachstumsdifferenz zwischen dem Epithel und dem Bindegewebe im Sinne der Pfeile Abb. 9. Im topogenetischen Zusammenhang mit dem wachsenden Oesophagusentoderm plattet sich dessen Begleitbindegewebe ab. Die abgeplatteten Zellen sind zirkulär und longitudinal zur Längsachse des wachsenden Oesophagus länger als

¹ Zur Zeit der Entstehung des Magens gleitet das Epithelrohr des Oesophagus entlang seinem Begleitbindegewebe kaudalwärts.

in den radiären Richtungen. Das so geordnete Bindegewebe wird nun mit fortschreitendem Wachstum des Epithels (peripher) zur Muskulatur differenziert (Abb. 9 unten). Wie ein Vergleich der abgebildeten Entwicklungszustände zeigt, hat die Ringmuskulatur zur Zeit ihrer frühen Ausbildung keine verengernde Wirkung. Im Gegenteil finden wir zur Zeit ihrer ersten Entwicklung eine charakteristische Erweiterung des Oesophagus. Als Motor für die abgebildete Erweiterung des Oesophagus kommt nicht die Ringmuskulatur, sondern nur das primitive Schleimhautepithel in Betracht. Das primitive Schleimhautepithel drängt durch sein Wachstum das umliegende Bindegewebe schon zu einer Zeit auseinander, während der die Muskulatur noch fehlt. Das primitive Schleimhautepithel ist älter als die Muskulatur. Es funktioniert zuerst. Es bedeutet zusammen mit seinem Nahrung und Energie vermittelnden Bindegewebbett, das sich unmittelbar an das Schleimhautepithel anschließt, einen Bildungsfaktor der Muskulatur, und zwar zunächst der Ringmuskulatur. Dabei sind zum Teil folgende topogenetische Momente beteiligt: 1. Zunächst wird das primitive Schleimhautbindegewebe parallel zur Längsachse des Oesophagus gestreckt¹. Bei dieser Streckung ist das ganze System der Baueingeweide beteiligt. Die Hauptkomponenten dieses Bewegungsverlaufs habe ich kürzlich abgebildet (Acta 1955). Gemäß dieser Streckung erscheinen die Zellkerne der länglichen Bindegewebszellen in der primitiven Schleimhaut des Oesophagus in dem abgebildeten Querschnitt links unten in Abb. 9 und vor allem die Schleimhautgefäße rechts in Abb. 9 meist fast punktförmig rund. 2. Nach erfolgter Streckung des primitiven Schleimhautbindegewebes dringt das Schleimhautepithel in die longitudinalen Maschenlücken des umliegenden Bindegewebes vor (Abb. 10). Auf diese Weise entstehen die Längsfalten des Oesophagus. 3. Dabei entsteht die Muskulatur wieder in einem Dehnungsfeld. Sie weist typischerweise folgende Differenzierungsbewegungen auf: Mit der Erweiterung entsteht die Ringmuskulatur, die bekanntlich früh erscheint, mit einer circulären Dehnung. Die Ringmuskelfasern weisen ähnlich den Verhältnissen Abb. 14 Lücken zwischen sich auf. In diese wird in den Stadien (Abb. 9) von (4) her Bindegewebe hineingedrängt. Dabei weichen die schon differenzierten Ringmuskulzellen auseinander. Je mehr die zirkulären Ring-

¹ Dies ist wahrscheinlich eine Folge des Zwerchfell„deszensus“ (Acta anatom. 195)5. Ebenda Abbildungen. 

muskelzellen kranio-kaudal auseinanderweichen, desto mehr entstehen außen an der Ringschicht Muskelzellen mit bevorzugt longitudinaler Wachstumsdehnung. In dem abgebildeten Stadium 16,6 mm können wir den Beginn dieser Entwicklung und im Stadium 37 mm bereits ihre erste Vollendung sehen. Auch hier besteht also wieder ein topogenetischer Zusammenhang. Dieser erlaubt nun folgende Befunde zum Vergleich heranzuziehen.

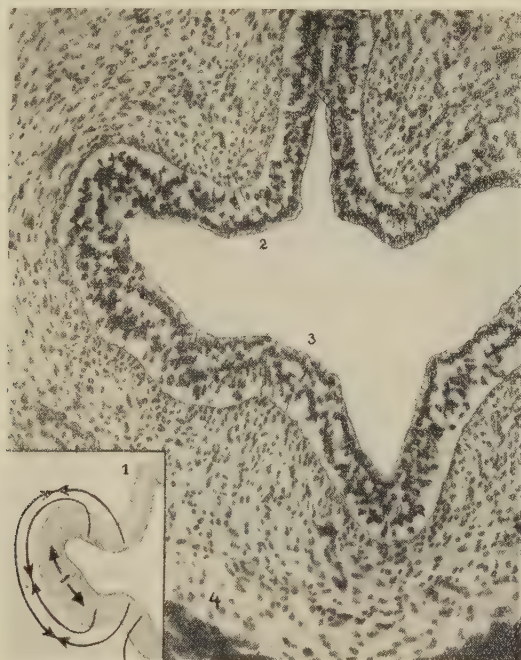


Abb. 10. Entwicklungsbewegungen derselben Schleimhautfalten wie zuvor im Stadium der Erweiterung des Oesophaguslumens. Bei 1 = Keilepithel mit divergent gegen das Bindegewebe gerichteten Zellgrenzen (Zone kräftigen Epithelwachstums). Bei 2 und 3 = Verankerung des Epithels am Bindegewebe entsprechend dem Schema. 4 = Kambiumschicht (Matrix für sekundär entstehende Ringmuskulatur). Vergr. 180 mal

5. Funktionelle Faktoren bei der Differenzierung des Darms.

In dem Stadium 11 mm (Abb. 11) ist das Lumen des im Wachstum befindlichen Darms noch klein, dagegen in dem Stadium 18,5 mm relativ groß. In dem letztgenannten Entwicklungszustand ist das Lumen des Dünndarms größer als beim Dickdarm. In diesem Embryonalstadium hat der Darm nicht die Gestalt eines in schleifenform gekrümmten Zylinders, sondern Trichterform. Die größte Weite dieses Trichters ist im Duodenum nach-

weisbar. Dort setzt sich das Darmlumen noch bei 16 mm großen Embryonen ohne auffällige Kaliberänderung in das Lumen des Pankreasgangs und damit indirekt in die sekreterfüllten Räume der Gallenwege fort. In allen Schnitten grenzt das Entoderm einerseits an Flüssigkeit, andererseits an Bindegewebe an. Es stellt also wieder wie beim Oesophagus und bei der Trachea eine Zwischenschicht zwischen beiden, „ein Diathel“, dar (Blechschmidt 1948). Wie die breite Kommunikation des flüssigkeitshaltigen

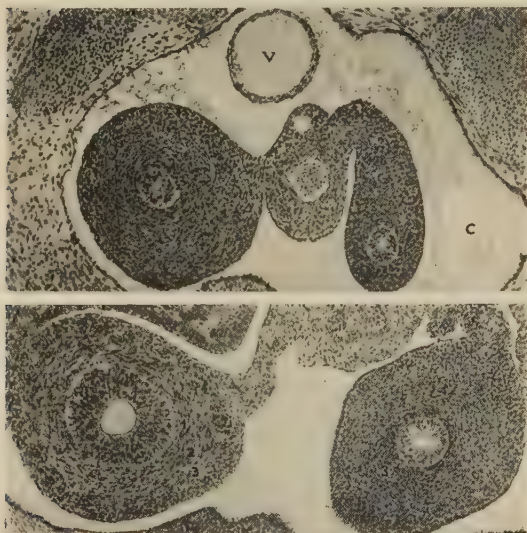


Abb. 11.

Entwicklungsbewegungen der primären Darmschleife bei 11 mm und 18,5 mm großen menschlichen Embryonen in Frontalschnitten betrachtet¹ (2112, 2113). Bei 1, 2, 3 = verschiedene Schichten. V = V. omphalo-enterica. C = Cavum peritonei. Vergr. ca. 60mal

Darmlumens mit den breiten sekreterfüllten Räumen vor allem der Pankreasgänge zeigt, kann die Beschaffenheit des Darminhalts nicht identisch sein mit der Flüssigkeit in der Trachea und in der Lungenanlage. Schon aus diesem Grunde ist nicht anzunehmen, daß ein Epithel funktionell als Schutz des Bindegewebes erschöpfend erklärt werden kann. Bei der Darmentwicklung besteht darin Ähnlichkeit mit phylogenetisch älteren Entwicklungsvorgängen, die ja auch denselben allgemeinen Naturgesetzen unterworfen sind. Dies schließt in keinem Falle die Wesensverschiedenheit der Individuen aus, an denen wir die Entwicklungsvorgänge studieren. Wie sich aus den Entwicklungsbewegungen (Abb. 11)

¹ Das Colon (linkerhand neben c) beginnt weniger in die Länge zu wachsen als der Darmabschnitt nahe am linken Bildrand.

ableiten läßt, ist die Erweiterung des wachsenden Darmrohrs von dem Grade seiner Füllung abhängig. Würde kein Sekret von der Leber und vom Pankreas mit eigenem Sekretdruck in das primitive Darmlumen hineingepreßt werden, so würde der Zellturgor des Darmentoderm vielleicht gar nicht ausreichen, um ein Kollabieren des wachsenden Darms zu verhüten. Der Widerstand gegen das aktiv wachsende Darmepithel hängt sowohl von dem Zugwiderstand des angrenzenden Bindegewebes, als auch von dem Sekretdruck der großen Bauchdrüsen und damit vom Druck des primitiven Pankreassaftes und der Galle ab. Während das primitive Darmepithel, wie aus dem folgenden ersichtlich wird, wahrscheinlich Darminhalt resorbiert, fördert die Geschwindigkeit der Kaliberzunahme des Darms indirekt die Geschwindigkeit seines Längenwachstums. Das Längenwachstum in den kaudalen Teilen hängt u. a. von der Geschwindigkeit ab, mit der Darminhalt vom Duodenum nachströmt. Wie ich an meinen Rekonstruktionen feststellen konnte, besteht ein bestimmtes Verhältnis zwischen der Längen- und Kalibervergrößerung des Darms. Dieses ist beim Colon zur Zeit seines intensiven Längenwachstums während der Darmdrehung besonders auffällig (Abb. 11 unten).

Untersuchen wir die Entwicklungsbewegungen des Darms bei stärkerer Vergrößerung, so zeigt sich folgendes: Mit fortschreitendem Wachstum ändert sich das Verhältnis zwischen Lumen und Wanddicke. Im Stadium 11 mm ist die Darmwand im Verhältnis zum Querdurchmesser des Darmlumens, also im Verhältnis zum Kaliber des Darms, dick (Abb. 11 oben). Im Stadium 18,5 mm ändert sich dieses Verhältnis (Abb. 11 unten). Im Stadium 50 mm ist das Darmlumen sehr groß und nun die Wand relativ dünn (Abb. 12). Wie der Vergleich der abgebildeten Entwicklungszustände zeigt, ist das Flächenwachstum des Entoderm auch bei der Darmwand wieder größer als sein Volumwachstum. Auch hier wieder paßt sich die Entwicklung des Begleitbindegewebes einem bevorzugt expansiven Wachstum des Epithels an. Hieraus schließen wir wieder wie beim Oesophagus auf einen funktionellen Zusammenhang zwischen dem Epithel und dem Bindegewebe. Wir sehen wieder das Epithel als den treibenden, das Begleitbindegewebe dagegen als den getriebenen Bestandteil eines entwicklungsfunktionellen Systems an. Unter Berücksichtigung der oben beschriebenen Vergleichspräparate schließen wir: Das Entoderm treibt zum Unterschied vom Ektoderm sein Bindegewebe vor sich

her. Insofern besteht also auch hier wieder im Prinzip eine Ähnlichkeit mit der Kinetik, die wir oben bei der Entwicklung des Oesophagus kennen lernten (Schema Abb. 9). Jedoch besteht durch die besondere Lageentwicklung, die der Darm durchmacht auch ein Unterschied zwischen der Differenzierung der Darmschleife und



Abb. 12. Dasselbe wie zuvor bei einem 50 mm großen menschlichen Embryo. Links = Dünndarm, rechts = Dickdarm. Bei 1 noch undifferenzierte Schicht, die in der Schnittserie massenhaft Mitosen nachweisen läßt. Rechterhand daneben = dunkel gefärbtes Epithel ebenfalls mit viel Mitosen. Bei 2 = helles Epithel an einem Faltenkamm weit in das Lumen vorragend, keine Mitosen enthaltend. Vergr. 85mal

der Differenzierung des Oesophagus: Im ganzen Darmrohr, aus dem der Dün- und Dickdarm hervorgeht, fehlt zum Unterschied vom Oesophagus eine stärkere longitudinale Beanspruchung des Bindegewebes. Die Leber, deren Topogenese ich erstmals 1955 genauer ermittelt habe, vermag nicht das Bindegewebe der Dün- und Dickdarmanlage longitudinal auf Zug zu beanspruchen. In den Darmschlingen wird das Begleitbindegewebe des Entoderm zunächst keinen longitudinalen Zugbeanspruchungen ausgesetzt. Während hier das Entoderm seinem vaskularisierten Begleitbindegewebe die Nahrung zum Wachstum und zur Wachstumsarbeit entzieht, nimmt die Masse des Entoderm anfangs in stärkerem Maße zu als die des Begleitbindegewebes (Abb. 11). Dabei wird das Begleit-

bindegewebe des Darmepithels in erster Linie vom Entoderm jedoch kaum von peripheren Organen mechanisch beansprucht (Abb. 11). Die Bindegewebszellen, die das Darmentoderm umgeben, vermögen senkrecht zur Basalmembran auf Druck, und parallel dazu zirkulär auf Zug beansprucht zu werden. Ihre vitale Reaktion auf diese entwicklungsfunktionelle Beanspruchung ist sehr charakteristisch. Diejenigen Zellen, die den Epithelschlauch des Darms berühren, werden abgeplattet, dagegen die mehr peripher liegenden Zellen zu zirkulär gerichteten spindelförmigen Zellen ausgebildet (schmale dunkle Schicht 1 und breitere hellere Schicht 2 in Abb. 11). Auch bei dieser Differenzierung werden diejenigen Bindegewebszellen, die hinreichend zahlreiche, wahrscheinlich mit Preßsaft des Epithels angereicherte Bindegewebsmaschen umschließen, zu Ringmuskulatur differenziert, deren Zellen zirkuläre Wachstumsdehnungen aufweisen. Auch hier ist wieder die passive Funktion der Muskulatur (die Wachstumsdilation, *Blechschildt* 1948) älter, als die Kontraktion. Die Kontraktionen der Muskulatur stehen mit der Lokalisation der Muskulatur in keinem unmittelbaren Zusammenhang. Auch hier wieder werden ähnlich wie beim Oesophagus die kürzeren epithelnahen Bindegewebszellen, die zunächst noch wenig Ähnlichkeit mit glatten Muskelzellen haben, durch das Wachstum des Epithels mehr und mehr in Lücken der Ringmuskulatur hineingedrängt (Querschnitt Abb. 13 und Längsschnitt Abb. 14). Je mehr die Muskelringe A (Abb. 14) auseinander gedrängt werden (Schema Abb. 14), ohne in gleichem Maße wie das eindringende zirkuläre Bindegewebe in zirkulären Richtungen nachzugeben, desto mehr entsteht außen von der Ringmuskulatur auch hier wieder ähnlich wie beim Oesophagus Längsmuskulatur (Schema Abb. 14). Würden die Zellen der Ringmuskulatur nicht in longitudinaler Richtung auseinandergedrängt, so wäre zu erwarten, daß an den Enden des Darms ein appositionelles Wachstum der Ringmuskulatur nachgewiesen werden könnte. Ein solcher Nachweis ist mir nicht gelungen. Ich finde deshalb keinen Anlaß, Bedenken gegen die Vorstellung zu haben, daß auch bei der Differenzierung der Längsmuskulatur des Darmrohrs normalerweise entwicklungsfunktionelle Faktoren in unserem topogenetischen Sinn beteiligt sind. Nur in dem noch undifferenzierten Bindegewebe bei (1) Abb. 13 lassen sich massenhaft Mitosen nachweisen. Dies allein scheint nur verständlich, wenn man annimmt, daß die Vermehrung der Ringmuskelzellen zu einem

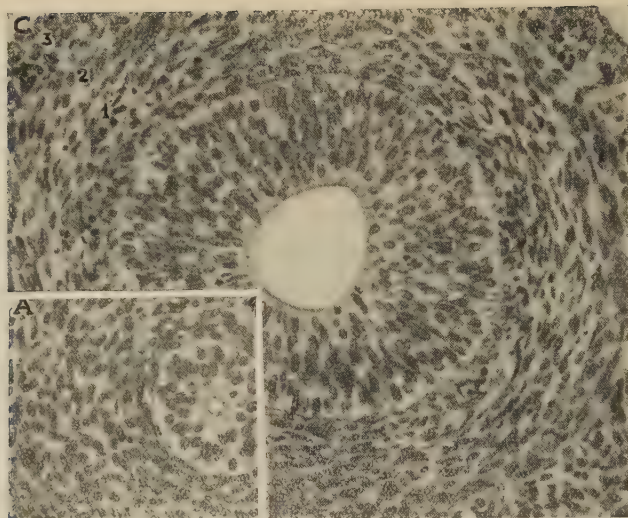


Abb. 13. Entstehung der Muskelschichten im Dünndarm. Querschnitt durch denselben Dünndarm, der in der folgenden Abbildung zu sehen ist. Entwicklungsstadium Embryo 11 mm und 18,5 mm. Bei 1 = noch undifferenzierte Schicht mit viel Mitosen. Bindegewebe, das größtenteils in Lücken der Ringmuskulatur (2) hineingedrängt worden wäre, wenn der Embryo noch weiter gelebt hätte. Bei 2 = Längsmuskulatur, die erst entstanden ist, nachdem die Ringmuskulatur longitudinal auseinandergedrängt worden ist. Vergr. 218mal

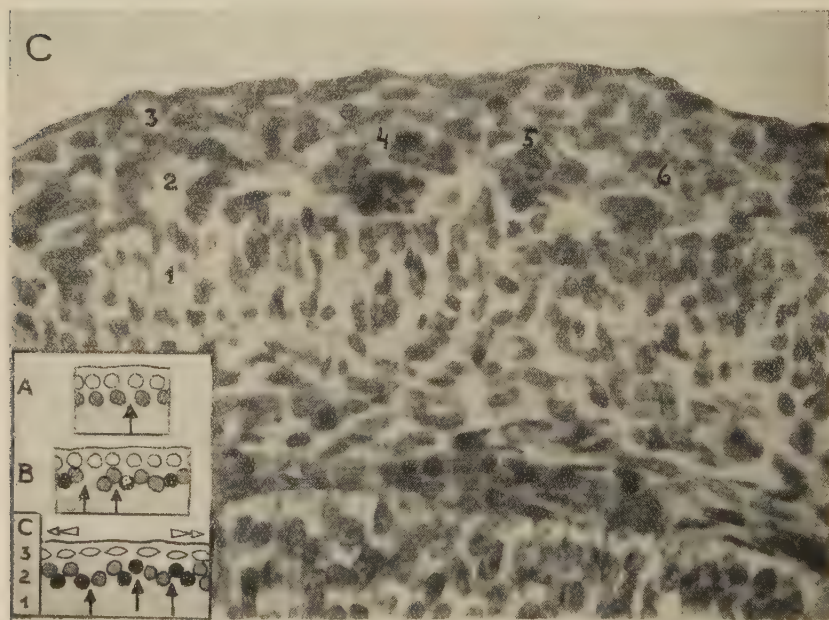


Abb. 14. Längsschnitt aus demselben Dünndarm wie zuvor stärker vergrößert entsprechend dem Stadium C. 1, 2, 3 = verschieden differenzierte Schichten. Unten bei 2 = Schicht mit querschnittenen Ringmuskelfasern. Oben bei 4, 5, 6 = auseinandergedrängte Ringmuskelfasern. Vergr. 325mal

großen Teil durch Eindringen neuer Zellen aus dem noch undifferenzierten Bindegewebe hervorgebracht wird. Ähnlich wie in einem dicken Epithel die ventrikulären Mitosen die (entwicklungs-funktionell) weniger belastete Schicht bevorzugen, so bevorzugen auch die Mitosen in einer dicken Bindegewebsschicht funktionell relativ weniger beanspruchten Zonen.

6. Funktionelle Faktoren bei der Differenzierung der Schleimhautfalten

Die größere Flächenzunahme der Darmwand gegenüber der Volumenvergrößerung wird besonders bei dem Vergleich von Abb. 11 mit Abb. 12 deutlich. Das Flächenwachstum des Epithels ist eine der Bedingungen dafür, daß Falten entstehen. Einiges von der Kinetik der Entstehung dieser Falten läßt sich aus dem Schema Abb. 12 ersehen. Beim Vergleich der Präparate (Abb. 11 und Abb. 12) erkennen wir entsprechend dem Schema, daß das Epithel bei Erhebung der Falten dem Bindegewebe vorausleitet und dieses nachzieht. Würde das Bindegewebe entwicklungsdynamisch aktiv bei der Ausbildung der Schleimhautfalten funktionieren, so würde die Anordnung der Zellgrenzen und Zellrichtungen, die in dem Schema Abb. 12 erläutert sind, unter den gegebenen Umständen nicht möglich sein. Die Entwicklungsbewegungen sind nicht gleich mit denen, die wir beim Oesophagus kennenlernten. Aber so verschieden die embryonalen Schleimhautfalten des Darms und des Oesophagus sind, so sehr genügen sie doch dem gleichen entwicklungsdynamischen Prinzip. Beidemale erfolgt die Ausrichtung der Falten in Richtung des geringsten Widerstandes. Beidemale ist die Vorstruktur der Falten für ihre nachfolgende Entwicklung maßgebend (Lückenlosigkeit der Entwicklung). Beidemale steht die Entwicklung des Epithels topogenetisch mit den Entwicklungsvorgängen in der Umgebung in Zusammenhang. Je nach dem Standort der Epithelzellen entstehen lokal verschiedene Differenzierungen im Epithel (Abb. 12). Am Scheitel der Falten differenziert sich Keilepithel mit lumenwärts divergenten Zellgrenzen, in den Tälern zwischen den Falten dagegen differenziert sich das Keilepithel mit peripherwärts divergenten Zellgrenzen. In diesem letztgenannten Falle wird eine verhältnismäßig größere Oberfläche der Zellen dem ernährenden Bindegewebe als dem Darminhalt zugekehrt. Nur das dem Darminhalt zugekehrte Keilepithel wird ausgiebig von Flüssigkeit durchtränkt. Es ist im

Schnitt Abb. 12 blasser als das basale Keilepithel gefärbt. Bei starker Vergrößerung zeigen diese Zellen Anzeichen einer primitiven Resorptionstätigkeit, die beim Oesophagus, der nur Fruchtwasser enthält, fehlen.

Untersuchen wir die Faltenäler mit stärkerer Vergrößerung, so lassen sich hier bekanntlich massenhaft Mitosen nachweisen. Hier ist den örtlichen Umständen der ursprünglich ziemlich gleichartig angelegten Epithelzellen entsprechend nicht nur die Gelegenheit, sondern auch die Veranlassung zu intensiver Weitung des Darms gegeben. Die hier wachsenden Zellen des Darm-entoderm werden später nicht zur Resorption, sondern zur Sekretion angeregt. Auch dies ist eine Folge der Lageentwicklung. Auch diese Differenzierung entspricht also einer funktionellen Beanspruchung.

Ergebnisse

Die glatte Muskulatur der Darmwand ist nur dort zu einer normalen Entwicklung fähig, wo für die Ausbildung ihrer Lage, Form und Struktur Gelegenheit und Veranlassung besteht. Insofern besteht kein grundsätzlicher Unterschied gegenüber der Skelettmuskulatur. Auch die glatte Muskulatur funktioniert zunächst nicht als aktiver, sondern als passiver Teil eines entwicklungsfunktionellen Systems. Ihre Anordnung steht nicht mit ihrer Kontraktion, sondern mit ihrer Wachstumsdehnung in engerem Zusammenhang. Die Entstehung, das Wachstum und die Differenzierung der glatten Muskulatur wird vom Entoderm des Darmrohrs zum Teil funktionell beeinflusst. Ihre Induktion ist zum Teil ein funktioneller Vorgang. Die chemischen Faktoren dieses Prozesses sind zum Verständnis der normalen Entwicklung der Darmmuskulatur und der Entstehung ihrer Schichten nicht ausreichend. Die chemischen Faktoren der geweblichen Induktion sind Entwicklungsfaktoren verhältnismäßig besonderer, spezieller, spezifischer, Art und von weniger allgemeiner Bedeutung als die entwicklungsdynamischen Faktoren der Differenzierung. Die spezifischen Stoffwechselvorgänge des Zellchemismus müssen regelmäßig allgemeinen entwicklungsdynamischen Gesetzen genügen. Ihre Kenntnis ist eine der Vorbedingungen zur Klärung der Natur von Induktionsvorgängen.

Zusammenfassung

Im ersten Teil der Untersuchung werden die Entwicklungsbewegungen des frühembryonalen Oberdarms oberhalb des Ductus omphalo-entericus untersucht. Dabei stellt sich ein entwicklungsfunktioneller Zusammenhang zwischen dem embryonalen Herzen einerseits und dem embryonalen Respirationstrakt, der Oesophagusanlage, der Anlage des Magens, der Leber und des Pankreas andererseits heraus. Aus dem Vergleich dieser Befunde mit früheren Ergebnissen wird der Schluß gezogen, daß die Topogenese eines Organs weitgehend ein unspezifischer Prozeß ist. Die jungen noch in Entwicklung begriffenen Organe stehen regelmäßig unter einem verhältnismäßig unspezifischen Einfluß der älteren schon weitgehend ausdifferenzierten Organe.

Im Hauptteil der Untersuchung werden die Entwicklungsbewegungen der embryonalen Trachea, des embryonalen Oesophagus und der embryonalen Darmschlingen geschildert. Dabei wird ein gesetzmäßiger funktioneller Zusammenhang zwischen dem Entoderm und dem Mesoderm festgestellt. Diese Feststellung schließt nicht aus, daß zwischen Epithel und Bindegewebe Beziehungen bestehen, die der mikroskopischen Untersuchung entgehen. Der Vergleich der Topogenese der glatten Muskulatur der Trachea, des Oesophagus und der primitiven Dünndarmschlingen läßt allgemeinere Entwicklungsregeln erkennen. Die glatte Muskulatur funktioniert in allen untersuchten Organen zunächst nur passiv, also nicht als aktiver Bewegungsapparat. Zwischen der Anordnung der Muskulatur und ihrer funktionellen Bedeutung für die späteren Darmbewegungen besteht kein unmittelbarer Zusammenhang. Das Entoderm funktioniert in dem entwicklungsfunktionellen System der Darmwand anfangs aktiv. Zwischen der Struktur des Darmepithels und der Struktur seines Begleitbindegewebes besteht ein konstruktiver Zusammenhang. Die Schichtung der glatten Muskulatur, die Reihenfolge bei der Entstehung der Muskelschichten, der Werdegang ihrer späteren Ausbildung und damit auch der Werdegang ihrer späteren Leistungen sind nicht rein chemisch erklärbar.

Die bisher kaum bekannten morphokinetischen Grundlagen funktioneller Zusammenhänge können erst durch Untersuchung der Differenzierungsbewegungen und ihrer Koordinationen ermittelt werden.

Schrifttum

Bargmann, W.: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. II. Bd. Organe und Systeme (1951). Schema S. 231. — Blechschmidt, E.: Wachstumsbewegungen der Hautorgane bei menschlichen Embryonen. Z. Anat. Ent. **115** (1950) 224–248. — Ders.: Funktionsentwicklung des Cortischen Organs. Arch. Ohr usw. Hlkd. u. Hals usw. Heilkd. **162** (1952) 35–52. — Ders.: Die Entwicklung der Zahnkeime beim Menschen [zum Problem der Entwicklungsdynamik]. Acta Anat. **1** (1953) 207–239. — Ders.: Embryologische Untersuchungen unter funktionellen Gesichtspunkten. Acta Anat. **24**, 339–392 (1955). — Ders.: Regionalvergleichende Untersuchungen von Differenzierungsbewegungen (Untersuchungen von Osteoblasten) Roux' Arch. **148**, 72–91 (1955). — Ders.: Entwicklungsfunktionelle Untersuchungen am Bewegungsapparat Acta anatomica (im Druck). — Ders.: Die Wachstumsfaktoren des Deszensus testis. Z. Anat. Ent. **118**, 175–182 (1954). — Ders.: Gesetzmäßigkeiten der Entwicklungsbewegungen bei der Organbildung. Nat. Rundschau **7**, 503–506 (1954). — Ders.: Entwicklungsfunktionelle Untersuchungen an der menschlichen Ohrmuschel. Acta anatom. **25**, 204–219 (1956). — Ders.: Entwicklungsfunktionelle Untersuchungen am Nervensystem. Z. Anat. u. Ent. **119**, 110–128 (1955). — Ders.: Embryonale Vorbedingungen für die Entstehung der normalen Atemtätigkeit. Annales Universitatis Saraviensis. Med. II, **2** (1954) S. 169. — Ders.: Die Entstehung der Linsennähte und die Topogenese der Linsenfasern. Veröffentlichungen des Inst. f. d. Wissenschaftlichen Film, Göttingen 1956. — Clara, M.: Entwicklungsgeschichte des Menschen. Quelle Meyer, Leipzig 1938. Text S. 302. — Grosser, O.: Entwicklung des Kiemendarms und des Respirationsapparates in Hdbch. der Entwicklungsgeschichte Keibel Mall II. Bd. 1911, 436–482. — Lewis, F.: Der Dünndarm. Ebenda, 170–188. — Tandler, I.: Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Duodenum im frühen Embryonalstadium. Morph. Jb. **29** (1900) 187–216.

*Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin
(Direktor: Prof. Dr. E. von Herrath)*

Training und Lungenwachstum

Von

H. J. Clemens

(Eingegangen am 12. 11. 1954)

Einleitung

Seit den grundlegenden Untersuchungen Köllikers (1881) sind verschiedene Untersuchungsrichtungen eingeschlagen worden (embryologisch, vergleichend-anatomisch, pathologisch-anatomisch, histologisch und metrisch), um das postnatale Lungenwachstum zu erfassen. Da es bisher durch histologische Untersuchungen nicht möglich war, zu einer einheitlichen Auffassung darüber zu gelangen, wie und bis zu welchem Zeitpunkt ein postnatales Lungenwachstum stattfindet, entwickelte ich (1954) folgende Theorie:

Findet ein echtes postnatales Lungenwachstum statt, dann müssen die lufthaltigen Gänge von der Geburt an einen Zuwachs erfahren, den man dadurch ermitteln könnte, daß man das Volumen der Lungenluft bestimmt. Um diesen Gedankengang experimentell auf seine Richtigkeit prüfen zu können, verwendete ich die Volumenmeßmethode nach Mertz (1936), die das Boyle-Mariotte'sche Gesetz zur Grundlage hat (theoretische Grundlagen siehe Clemens a. a. O.). Gemessen wird das maximale Lungenluftvolumen bei maximaler Inspirationsstellung innerhalb des Thorax (Versuchstier: *Rattus norvegicus*, braun).

An Hand von histologischen Untersuchungen der Gonaden sowie von biologischen Lebensvorgängen bei *Rattus norvegicus* bestimmte ich das physiologische Alter der Tiere. Diese Untersuchungen erwiesen sich als notwendig, da man bei der Erforschung postnataler Wachstumsfragen, beim Fehlen normalen menschlichen Lungenmaterials, in erster Linie auf Tiermaterial ange-

wiesen ist, welches sich je nach Tierart und Stand der Entwicklung bei der Geburt unterschiedlich verhält. Die Bestimmung des physiologischen Alters stellte eine der wesentlichsten Hilfen bei der Auswertung der gefundenen Volumenmeßwerte dar.

Die gefundenen Meßwerte ordnete ich nach dem von mir definierten physiologischen Alter der Tiere und nach Geschlechtern. Es fand sich eine Vermehrung des maximalen Lungenluftvolumens bei der Wanderratte von der Geburt bis zum Ende der Höhe des Lebens für Männchen um das 41fache, für Weibchen um das 33fache, eine Vermehrung, die unmöglich durch Dehnung der Alveolen allein erfolgt sein kann. Das heißt, das bis zu einem bestimmten Zeitpunkt ein echtes Lungenwachstum erfolgt, was mit einer Vermehrung der luftführenden Wege in der Lunge verbunden sein muß. Durch den Vergleich des Zuwachses, den das maximale Lungenluftvolumen während der einzelnen Entwicklungsperioden erfährt, und unter Berücksichtigung des Körperwachstums kommt man zu dem Schluß, daß bei der Wanderratte ein echtes Lungenwachstum (Hyperplasie) bis zum Ende des ersten Drittels der Jugendzeit erfolgt, während der Zuwachs in den darauffolgenden Perioden vorwiegend durch Dehnung (Hypertrophie) erfolgt. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme sehe ich in dem Verhalten der durchschnittlichen Alveolendurchmesser. Während der Periode der angenommenen Hyperplasie bleibt der durchschnittliche Alveolendurchmesser unverändert, vergrößert sich dagegen in der Zeit, in der das Lungenwachstum durch Hypertrophie erfolgt.

Abschließend werden die Ergebnisse diskutiert und mit den in der Literatur bisher vorliegenden Untersuchungen verglichen. Hierbei wird besonders auf den Umstand hingewiesen, daß der Begriff *Lungen v o l u m e n* in der Literatur verschieden gedeutet wird. Ich schlage daher mit W e t z e l (1936) vor, den Begriff *Lungen v o l u m e n* durch *a n a t o m i s c h e s Lungen v o l u m e n* bzw. *Lungen l u f t v o l u m e n* zu ersetzen, um Mißdeutungen auszuschließen. Es werden die einzelnen physikalischen Meßmethoden besprochen und aufgeführt, warum das anatomische Lungenvolumen, das Lungengewicht und die Vitalkapazität zur Beurteilung postnataler Wachstumsfragen nur bedingt geeignet sind.

Durch meine Untersuchungen gelang es, durch Messung eines absoluten Wertes, der sich ausschließlich nach dem effektiv vorhandenen Hohlraum in der Lunge richtet und seine physiologische

Begrenzung durch den uneröffneten Thorax findet, den Zeitpunkt zu bestimmen, bis zu welchem bei der Wanderratte ein echtes Lungenwachstum (Hyperplasie) stattfindet. Die Körperentwicklung, nicht das kalendermäßige Alter, ist entscheidend für die Lungenentwicklung.

In der erwähnten Arbeit sind eine Reihe weiterer Probleme angeschnitten worden, die einer späteren Bearbeitung vorbehalten sind und hier im einzelnen nicht näher erörtert werden können, so Probleme der respiratorischen Oberfläche, des Wachstumsmodus der Lungen etc. Eines dieser Probleme, der Einfluß des Trainings auf die Maximalkapazität, bildet Gegenstand der vorliegenden Abhandlung.

Durch das Lauftraining der Tiere sollten zwei Fragen beantwortet werden. Wird das maximale Lungenluftvolumen durch Training tatsächlich vergrößert oder handelt es sich bei einer Leistungssteigerung durch Training lediglich um eine bessere, d. h. ökonomischere Ausnutzung vorhandener Möglichkeiten? Eine Vergrößerung des maximalen Lungenluftvolumens bei den Trainingstieren gegenüber den Kontrolltieren würde dafür sprechen, daß durch den Trainingsreiz eine Hyperplasie oder Hypertrophie der respiratorischen Einheiten eintritt. Bleibt eine deutliche Zunahme des maximalen Lungenluftvolumens aus, dann würde dies bedeuten, daß die Vergrößerung der Vitalkapazität bei schwerer Arbeit und sportlicher Betätigung (Worringen 1926, Anthony 1930 u. a.) auf Kosten der Residualluft bzw. durch die Einbeziehung physiologisch atelektatischer Bezirke in die Atmung erfolgt, bedingt durch die Verbesserung der Atmungstechnik, unterstützt durch Hypertrophie der Atemmuskulatur.

Lauftraining

Die Tiere (*Rattus norvegicus*, braun) liefen in elektrisch angetriebenen Lauftrommeln, die einen Durchmesser von 40 cm hatten (Farris and Griffith 1949). Das Training erfolgte als „Reizstoß“ (Hoske 1934), da für das Zustandekommen eines Trainingseffektes die Arbeitsleistung in der Zeiteinheit, nicht jedoch die Summe der geleisteten Arbeit (Petow und Siebert 1926, Siebert 1929) maßgebend ist. Da Schrittlänge, Schrittzahl, maximale und minimale Geschwindigkeit während des Laufes sowie das Mindestmaß von Leistung, bei der ein Trainingseffekt zu erwarten wäre, unbekannt sind, ist es schwierig, die geleistete Arbeit der

Tiere zu beurteilen. Laufgeschwindigkeit und Laufzeit wurden daher — soweit möglich — ständig gesteigert, um auf alle Fälle einen Trainingseffekt zu erzielen. Während des Trainings mußte man auf die Reaktionslage der Tiere Rücksicht nehmen, um sie nicht durch Erschöpfungstod zu verlieren (s. a. Sécher 1921, 1925). Deshalb war es manchmal erforderlich, mit den Leistungsanforderungen zurückzugehen. Das bedingte Leistungsschwankungen, wie sie in den Tabellen 1 und 2 für die tägliche Laufzeit und die durchschnittliche Laufgeschwindigkeit in der Woche sowie für die gelaufene Kilometerzahl pro Woche zum Ausdruck kommen. Nach anfänglichen Schwierigkeiten hatten die Tiere — mit Ausnahme des Käfigs 11 — das Laufen schnell begriffen. Nach dem Lauf zeigten sie anfangs Ermüdungserscheinungen, die sich in einer verstärkten Flankenatmung und in einem längeren Verharren der Tiere an Ort und Stelle bemerkbar machten. Auf Aufscheuchungsversuche reagierten sie träger als gewöhnlich (Wildratten!). Im allgemeinen kann gesagt werden, daß sich die Männchen dem Training besser anpassen konnten als die Weibchen. Letztere wurden zweifellos durch ihren Sexualzyklus in der Laufleistung beeinflußt.

Männchen und Weibchen der Kontroll- und Trainingstiere lebten unter den gleichen Bedingungen. Dadurch ließen sich Graviditäten bei diesen Tieren nicht vermeiden. Das Vorkommen von Schwangerschaften — selbst bei reinen Wildfängen — zeigt, daß die „Psyche“ dieser Tiere durch das Training nicht wesentlich beeinflußt wurde, was für die Beurteilung der geleisteten Arbeit von Bedeutung ist.

Die tägliche Laufzeit wurde wochenweise um 5 Min. gesteigert bis zu einer täglichen Gesamtlaufzeit von 25 Min. Die Steigerung erfolgte, wenn man von einigen Schwankungen bei der Einstellung zu Trainingsbeginn absieht, regelmäßig. Die Tiere der Käfige 3, 14, 15, 8, 5, 6 und 4 verhielten sich bezüglich der Laufgeschwindigkeit einheitlich. Nach Erreichung einer gewissen Höchstgeschwindigkeit ließen alle Tiere dieser Gruppe nach der 3. Laufwoche in ihrer Leistung nach. Zu Beginn der 4. Laufwoche hatten sie sich jedoch soweit erholt, daß die Laufgeschwindigkeit erneut gesteigert werden konnte. Sie erreichte bei Trainingsende ihren Höhepunkt.

Die Tiere der Käfige 10, 13, 9, 7, 1 und 11 zeigten ein abweichendes Verhalten. Die tägliche Laufzeit konnte — entsprechend der

Jugend der Tiere — nur langsam aber ständig gesteigert werden. Im Gegensatz zur ersten Tiergruppe ließ sich die Laufgeschwindigkeit linear erhöhen.

Die Laufleistung km/Woche zeigte folgendes Verhalten: Die Tiere der Käfige 4, 9, 5, 8, 14 und 10 ließen in der 7. Laufwoche deutlich in ihrer Leistung nach. Während sich die meisten Tiere wieder soweit erholten, daß in der 8. Laufwoche der alte Leistungsstandard wieder erreicht oder sogar überboten werden konnte, war dies bei den Tieren des Käfigs 5 nicht mehr der Fall.

Ein anderes Bild bietet die Leistungskurve (km/Woche) bei den Tieren der Käfige 15, 11, 7, 1. Hier trat ein Nachlassen der Leistung schon nach der 3. Laufwoche ein. Die Krise hielt bei den Tieren der Käfige 11, 7 und 1 etwa 14 Tage an. Dann konnte die Laufleistung langsam wieder über das alte Maß hinaus gesteigert werden. Eine Ausnahme hiervon machten die Tiere des Käfigs 15. Diese Tiere zeigten einen Leistungsabfall von der 3. Woche ab und konnten in den darauffolgenden Wochen ihr altes Leistungsniveau nicht mehr erreichen. Das Ergebnis der 8. Laufwoche für diese Tiere ist nicht verwertbar, da die Tiere hier nur einen Tag liefen.

Die Tiere liefen täglich, mit sonntäglichen Ruhepausen. Zusätzliche Ruhetage erhielten die Tiere, die gerade geworfen hatten. Je nach Alter der Tiere betrug die Gesamtlaufstrecke 15 bis 18 km bei einer Gesamtlaufzeit von 12 bis 16 Stunden. Bei Trainingsende hatten die Tiere eine durchschnittliche Laufgeschwindigkeit von 25 mtr./Min., was als ausgesprochen schnell angesehen werden muß. Zur Kontrolle wurden Trainings- und Kontrolltiere während des Trainings wöchentlich gewogen, um ein Übertraining an Hand des Gewichtsverlaufes zu erkennen (Tab. 3).

Betrachtet man die Gewichtszu- bzw. -abnahmen, die die Tiere bis Trainingsende erfuhren, ausgedrückt in v. H. des Anfangsgewichtes (Tab. 4), so ergibt sich folgendes:

17 Trainingstiere hatten im Vergleich zu den Kontrolltieren deutlich an Gewicht zugenommen, 4 Tiere dagegen abgenommen (ein Männchen, 3 Weibchen). Insgesamt 5 Tiere entziehen sich einer exakten Beurteilung durch vorhandene Graviditäten. 2 Trainingstiere (T. 126 und T. 156) sind praktisch als Kontrolltiere zu bewerten, da bei diesen das Training nach kurzer Zeit unterbrochen werden mußte. Eine weitere Ausnahme machten die Tiere des Käfigs 8. Hier handelt es sich um sehr fette und träge Tiere.

Tiermaterial		Tägliche Laufzeit in Min. (Spalte a) und durch					
Ratte Nr.	Geschlecht	1.		2.		3.	
		a	b	a	b	a	b
Käfig 3							
T 125	männl.	12—20	23,9	20	17,8	25	18,6
T 124	weibl.	12—20	23,9	20	17,8	25	18,6
T 122	weibl.	12—20	23,9	20	17,8	25	18,6
T 126	männl.	12—20	23,9	20	17,8	25	18,6
Käfig 14							
T 132	männl.	15	16,8	20	18,7	25	23,9
T 133	weibl.	15	16,8	20	18,7	25	23,9
T 134	weibl.	15	16,8	20	17,8	25	20,1
Käfig 15							
T 140	männl.	20	18,7	25	23,9	25	17,3
T 142	männl.	20	18,7	25	23,9	25	17,3
Käfig 8							
T 135	weibl.	15	16,3	20	18,3	25	23,9
T 136	männl.	15	16,3	20	18,3	25	23,9
T 139	männl.	15	16,3	20	18,3	25	23,9
Käfig 5							
T 149	weibl.	15	16,3	20	18,0	22	23,4
T 151	männl.	15	16,3	20	18,0	22	23,4
Käfig 6							
T 152	männl.	15—20	12,7	15	16,8	20	24,3
T 153	männl.	15—20	12,7	15	16,8	20	24,3
T 154	weibl.	15—20	12,7	15	16,8	20	24,3
T 155	weibl.	15—20	12,7	15	16,8	20	24,3
T 156	männl.	15—20	12,7	15	16,8	—	—
Käfig 4							
T 130	weibl.	15	16,3	20	18,0	22	23,4
T 129	weibl.	15	16,3	20	18,0	22	23,4
T 131	weibl.	15	16,3	20	18,0	22	23,4
Käfig 10							
T 144	weibl.	12	14,6	10	18,2	15	22,6
T 145	weibl.	12	14,6	10	18,2	15	22,6
T 148	männl.	12	14,6	10	18,2	15	22,6

schnittliche Laufgeschwindigkeit in m/min (Spalte b) in der ... Woche

4.		5.		6.		7.		8.	
a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
25	15,7	25	15,1	25	16,3	25	22,0	25	24,9
25	15,7	25	15,1	25	16,3	25	22,0	25	24,9
25	15,7	25	15,1	25	16,3	25	22,0	25	24,9
25	15,7	25	15,1	25	15,1	—	—	—	—
25	17,3	25	17,0	25	17,3	25	22,0	25	27,4
25	17,3	25	17,0	25	17,3	25	22,0	25	27,4
25	15,4	25	15,1	25	15,3	25	22,0	25	27,4
25	17,0	25	17,6	25	22,0	25	25,0	—	—
25	17,0	25	17,6	25	22,0	25	25,0	—	—
25	17,3	25	17,0	25	17,6	25	21,4	25	25,7
25	17,3	25	17,0	25	17,6	25	21,4	25	25,7
25	17,3	25	17,0	25	17,6	25	21,4	25	25,7
25	17,0	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
25	17,0	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
25	17,3	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
25	17,3	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
25	17,3	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
25	17,3	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	17,0	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
25	17,0	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
25	17,0	25	17,0	25	17,0	25	21,4	25	25,5
20	17,3	20—25	16,6	25	17,3	25	20,7	25	25,1
20	17,3	20—25	16,6	25	17,3	25	20,7	25	25,1
20	17,3	20—25	16,6	25	17,3	25	20,7	25	25,1

Tiermaterial		Tägliche Laufzeit in Min. (Spalte a) und durch					
Ratte Nr.	Geschlecht	1.		2.		3.	
		a	b	a	b	a	b
Käfig 13 T 175	männl.	10	16,3	15	16,8	15	20,1
Käfig 9 T 172	männl.	10—15	17,0	15	20,1	15	21,7
T 173	weibl.	10—15	17,0	15	20,1	15	21,7
Käfig 7 T 161	männl.	10	16,2	15	16,7	20	16,2
Käfig 1 T 157	männl.	10	17,2	15	16,7	20	17,2
T 159	weibl.	10	17,2	15	16,7	20	17,2
Käfig 11 T 162	weibl.	10	17,2	15	16,7	15—20	17,2
T 163	männl.	10	17,2	15	16,7	15—20	17,2

die durch das Training zunächst stark an Gewicht verloren, dieses später wieder aufholten, ohne jedoch den Ausgangswert wieder zu erreichen. Eine Aussage darüber zu treffen, in welchem Maße das Fett der Tiere abgebaut bzw. die Muskelmasse durch Training zugenommen hat, ist nicht möglich. Bemerkenswert, wenn auch nicht zu erklären, ist der Befund, daß die Kontrolltiere des Käfigs 8 gleichfalls, wenn auch nicht so stark wie die Trainingstiere, abnahmen. Abweichend verhielten sich auch die Tiere des Käfigs 11. Diese Trainingstiere waren ausgesprochen schlechte Läufer. Sie nahmen im Vergleich zu den Kontrolltieren deutlich an Gewicht ab. Die Ursache hierfür sehe ich in dem sehr früh liegenden Trainingsbeginn (Ende der Säuglingsperiode!).

Aus der Gewichtszunahme der Trainingstiere gegenüber den Kontrolltieren ist auf eine Massenzunahme als Trainingsfolge zu schließen. Damit verbunden ist auch eine Zunahme der Herzmuskelmasse. Wäre dies nicht der Fall, dann müßte sich das relative Herzgewicht gegenüber dem der Kontrolltiere verändern. Wie

(Fortsetzung)

schnittliche Laufgeschwindigkeit in m/min (Spalte b) in der ... Woche

4.		5.		6.		7.		8.	
a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
15	21,7	15	22,0	20	23,2	25	24,2	25	25,1
15	22,0	20	23,2	25	24,2	25	25,1	—	—
15	22,0	20	23,2	25	24,2	25	25,1	—	—
15	20,1	15	21,7	15	22,0	20	23,2	25	24,2
15—20	20,5	15	21,7	15	22,0	20	23,2	25	24,2
15—20	20,5	15	21,7	15	22,0	20	23,2	25	24,2
15	20,1	15	21,7	15	22,0	20	23,2	25	24,2
15	20,1	15	21,7	15	22,0	20	23,2	25	24,2

man aber der Tabelle 5 entnehmen kann, verhält sich das relative Herzgewicht der Trainingstiere — von einigen Ausnahmen abgesehen (T. 161, T. 152, T. 140, T. 173) — ebenso wie das der Kontrolltiere. Dieser Befund bestätigt die Untersuchungsergebnisse H. Stiebes (1934) über Muskelleistung und Herzgröße bei verschiedenen Tierarten. Vergleicht man die Herzdaten von Wildfängen mit denen von Zuchttieren, so hat man den Eindruck, daß das relative Herzgewicht der Wildfänge größer ist als das der Zuchttiere (siehe auch Stieve). Nach der Hesseschen Reihenregel (1924) nimmt innerhalb einer Art in aufsteigenden Reihen des Körpergewichtes bei erwachsenen Tieren der Wert für das relative Herzgewicht ab; auch die Wanderratte unterliegt dieser Reihenregel.

Die Trainingsdauer begrenzte ich auf insgesamt 8 Wochen, um festzustellen, ob sich — entsprechend der physiologischen Alters-einteilung — Verschiedenheiten innerhalb bestimmter Entwicklungsperioden zeigen. Das Training selbst erfolgte in den späten

Tiermaterial		Anzahl der Laufstage	Laufleistung km/Woche		
Ratte Nr.	Geschlecht		1.	2.	3.
Käfig 3 (Wildfänge, Alter unbekannt)					
T 125	männl.	43	1,82	2,22	2,54
T 124	weibl.	43	1,82	2,22	2,54
T 122	weibl.	43	1,82	2,22	2,54
T 126	männl.	30	1,13	2,26	2,32
Käfig 14 (Geschwistertiere; Wurf vom 2. 9. 1953)					
T 132	männl.	42	1,29	2,23	2,38
T 133	weibl.	42	1,29	2,23	2,38
T 134	weibl.	42	1,26	2,13	2,00
Käfig 15 (Geschwistertiere; Wurf vom 2. 9. 1953)					
T 140	männl.	37	2,23	2,38	3,07
T 142	männl.	37	2,23	2,38	3,07
Käfig 8 (Geschwistertiere; Wurf vom 28. 9. 1953)					
T 135	weibl.	41	1,09	2,23	2,38
T 136	männl.	41	1,09	2,23	2,38
T 139	männl.	41	1,09	2,23	2,38
Käfig 5 (Geschwistertiere; Wurf vom 17. 10. 1953)					
T 149	weibl.	41	1,26	2,16	2,43
T 151	männl.	41	1,26	2,16	2,43
Käfig 6 (Geschwistertiere; Wurf vom 26. 10. 1953)					
T 152	männl.	41	1,04	1,60	1,83
T 153	männl.	41	1,04	1,60	1,83
T 154	weibl.	41	1,04	1,60	1,83
T 155	weibl.	41	1,04	1,60	1,83
T 156	männl.	13	1,04	1,60	—

leistung					Insgesamt zurück- gelegter Weg	Gesamt- laufzeit
4.	5.	6.	7.	8.	km	° Std. ' Min.
2,32	2,26	2,44	2,19	3,10	16 479,08	16° 47'
2,32	2,26	2,44	2,19	3,10	16 479,08	16° 47'
2,32	2,26	2,44	2,19	3,10	16 479,08	16° 47'
2,54	2,22	1,82	—	—	12 302,88	14° 17'
2,57	2,54	2,60	2,19	3,09	18 943,01	16° 13'
2,57	2,54	2,60	2,19	3,09	18 943,01	16° 13'
2,32	2,54	2,60	2,19	3,09	18 176,85	16° 10'
2,54	2,63	2,19	2,53	0,62	18 250,88	14° 55'
2,54	2,63	2,19	2,53	0,62	18 250,88	14° 55'
2,57	2,54	2,63	1,60	2,53	17 609,30	15° 20'
2,57	2,54	2,63	1,60	2,53	17 609,30	15° 20'
2,57	2,54	2,63	1,60	2,53	17 609,30	15° 20'
2,54	2,54	2,54	2,13	1,94	17 565,28	15° 53'
2,54	2,54	2,54	2,13	1,94	17 565,28	15° 53'
2,60	2,54	2,54	2,00	2,56	16 748,64	15° 03'
2,60	2,54	2,54	2,00	2,56	16 748,64	15° 03'
2,60	2,54	2,54	2,00	2,56	16 748,64	15° 03'
2,60	2,54	2,54	2,00	2,56	16 748,64	15° 03'
—	—	—	—	—	2 643,88	2° 53'

Tiermaterial		Anzahl der Laufstage	Laufleistung km/Woche		
Ratte Nr.	Geschlecht		1.	2.	3.
Käfig 4 (Geschwistertiere; Wurf vom 29. 10. 1953)					
T 130	weibl.	42	1,41	2,16	2,48
T 129	weibl.	42	1,41	2,16	2,48
T 131	weibl.	42	1,41	2,16	2,48
Käfig 10 (Geschwistertiere; Wurf vom 2. 2. 1954)					
T 144	weibl.	41	0,90	1,09	1,35
T 145	weibl.	41	0,90	1,09	1,35
T 148	männl.	41	0,90	1,09	1,35
Käfig 13 (geb. am 22. 2. 1954)					
T 175	männl.	42	0,97	1,26	1,20
Käfig 9 (Geschwistertiere; Wurf vom 6. 3. 1954)					
T 172	männl.	41	1,28	1,20	1,29
T 173	weibl.	41	1,28	1,20	1,29
Käfig 7 (geb. am 20. 2. 1954)					
T 161	männl.	43	1,02	1,42	1,62
Käfig 1 (Geschwistertiere; Wurf vom 21. 2. 1954)					
T 157	männl.	44	1,02	1,42	1,97
T 159	weibl.	44	1,02	1,42	1,97
Käfig 11 (Geschwistertiere; Wurf vom 24. 2. 1954)					
T 162	weibl.	44	1,02	1,42	1,97
T 163	männl.	44	1,02	1,42	1,97

(Fortsetzung)

leistung					Insgesamt zurück- gelegter Weg	Gesamt- laufzeit
4.	5.	6.	7.	8.	km	° Std. ' Min.
2,10	2,54	2,54	2,13	2,56	17954,40	15° 27'
2,10	2,54	2,54	2,13	2,56	17954,40	15° 27'
2,10	2,54	2,54	2,13	2,56	17954,40	15° 27'
1,97	2,32	2,57	2,07	2,53	14833,46	13° 05'
1,97	2,32	2,57	2,07	2,53	14833,46	13° 05'
1,97	2,32	2,57	2,07	2,53	14833,46	13° 05'
1,29	1,97	2,78	3,64	3,14	16194,84	12° 20'
1,97	2,78	3,64	3,14	—	15334,10	11° 20'
1,97	2,78	3,64	3,14	—	15334,10	11° 20'
1,20	1,29	1,97	2,78	3,62	14967,46	12° 10'
1,40	1,29	1,97	2,78	3,62	15514,32	12° 30'
1,40	1,29	1,97	2,78	3,62	15514,32	12° 30'
1,20	1,29	1,97	2,78	3,62	15319,14	12° 25'
1,20	1,29	1,97	2,78	3,62	15319,14	12° 25'

Tabelle 3

Tiermaterial		Gewicht der Kontroll- und Trainingstiere vor, während und nach der Trainingszeit in Gramm							
Ratte Nr.	Geschlecht	1	2	3	nach ... Wochen			7	
					4	5	6		
Käfig 3									
(Wildfänge; Alter unbek.)									
T 125	männl.	212	224	223	228	229	238	246	
T 124	weibl.	288	286	297	334*	280	286	288	
T 122	weibl.	206	213	226	248	241	234	242	
T 126	männl.	358	360	345	358	360	359	363	
K 123	weibl.	181	182	184	190	197	205	206	
K 120	weibl.	150	155	163	165	165	170	175	
K 121	männl.	224	222	220	228	224	231	237	
Käfig 14 und 15									
(Geschwistertiere; Wurf vom 2. 9. 1953)									
T 132	männl.	209	214	222	230	234	233	235	
T 133	weibl.	137	137	143	145	150	148	147	
T 134	weibl.	186	185	183	181	193	192	204	
T 140	männl.	215	211	215	226	234	235	246	
T 142	männl.	167	168	166	174	180	183	195	
K 143	weibl.	167	139*	148	155	173*	158	170*	
T 144	weibl.	135	134	135	137	139	139	151*	

Käfig 8

(Geschwistertiere;
Wurf vom 28. 9. 1953)

T 135	weibl.	195	178	161	183*	165	161	148	153
T 136	männl.	206	201	191	184	197	189	192	189
T 139	männl.	224	217	210	213	228	229	225	225
K 138	männl.	192	191	186	186	189	193	187	185
K 137	weibl.	167	168*	154	144	148	153	151	156

Käfig 5

(Geschwistertiere;
Wurf vom 17. 10. 1953)

T 149	weibl.	223*	—	202	210	221	235	235	238*
T 151	männl.	195	187	197	203	206	225	228	220
K 150	männl.	198	200	212	225	224	230	234	238

Käfig 6

(Geschwistertiere;
Wurf vom 26. 10. 1953)

T 152	männl.	185	189	198	200	211	241	244	235
T 153	männl.	222	227	233	239	243	265	267	264
T 154	weibl.	151	159	166	153	166	212*	179	188*
T 155	weibl.	172*	147	165	184	204*	193	203*	180
T 156	männl.	176	171	182	191	187	198	200	200

* = Gravidität.

Käfig 9

(Geschwistertiere;
Wurf vom 6. 3. 1954)

T 172	männl.	55	67	63	85	93	108	125	—	125
T 173	weibl.	40	50	44	56	48	84	93	—	90
K 174	weibl.	49	60	53	68	71	77	93	—	74

Käfig 7

(Geschwistertiere;
Wurf vom 20. 2. 1954)

T 161	männl.	34	46	49	67	67	70	67	85	106
K 166	weibl.	31	44	50	55	60	67	72	80	100
K 165	weibl.	33	44	48	53	59	63	66	74	90
K 164	männl.	37	50	52	61	65	70	75	87	112

Käfig 1

(Geschwistertiere;
Wurf vom 21. 2. 1954)

T 157	männl.	35	49	54	54	66	74	77	91	100
T 159	weibl.	35	47	49	59	56	59	59	72	64
K 160	männl.	36	44	47	58	62	69	72	82	93
K 158	weibl.	34	41	45	53	52	57	60	67	72

Käfig 11

(Geschwistertiere;
Wurf vom 24. 2. 1954)

T 162	weibl.	34	49	53	59	61	68	64	73	81
T 163	männl.	35	44	51	59	64	68	67	77	85
K 170	männl.	36	49	56	65	73	82	81	95	106
K 167	männl.	33	46	53	63	73	81	79	94	103
K 169	weibl.	34	49	56	67	73	80	77	93	98
K 168	männl.	32	45	50	60	65	74	72	87	96

Tabelle 4

Tiermaterial		Alter bei Trainingsbeginn		Trainingsdauer		Gewicht bei Trainingsbeginn		Gewicht bei Trainingsende		Gewichtszu- bzw. -abnahme bis Trainingsende in v. H. des Anfangsgew.		Laufart
Ratte Nr.	Geschlecht	Tage	Tage	Tage	Tage	g	g	g	%			
Käfig 3												
T 125	männl.	unbek.	57	212	250	+ 48	+ 22,6	gut				
T 124	weibl.	"	57	288	283	Gravidität		gut				
T 122	weibl.	"	57	206	243	Gravidität		sehr gut				
T 126	männl.	"	37	358	358	—	—	schlecht				
K 123	weibl.	"	—	181	209	+ 28	+ 15,5	—				
K 120	weibl.	"	—	150	170	+ 20	+ 13,3	—				
K 121	männl.	"	—	224	238	+ 14	+ 6,3	—				
Käfig 14												
T 132	männl.	187	57	209	246	+ 37	+ 17,7	sehr gut				
T 133	weibl.	187	57	137	156	+ 29	+ 21,2	sehr gut				
T 134	weibl.	201	57	186	222	Gravidität		sehr gut				
Käfig 15												
T 140	männl.	194	50	215	246	+ 31	+ 14,4	sehr gut				
T 142	männl.	194	50	167	195	+ 28	+ 16,2	sehr gut				
K 143	weibl.	194	—	167	170	Gravidität		—				
K 141	weibl.	194	—	124	151	Gravidität		—				
Käfig 8												
T 135	weibl.	161	53	195	153	— 42	— 21,8	sehr gut				
T 136	männl.	161	53	206	189	— 17	— 8,3	sehr gut				
T 139	männl.	161	53	224	225	+ 1	+ 0,4	sehr gut				

K 138	männl.	161	—	192	185	—	7	—	3,6	—
K 137	weibl.	161	—	167	156	—	11	—	6,6	—
Käfig 5										
T 149	weibl.	142	52	223	238					gut
T 151	männl.	142	52	195	220					gut
K 150	männl.	142		198	238					—
Käfig 6										
T 152	männl.	133	53	185	235					sehr gut
T 153	männl.	133	53	222	264					gut
T 154	weibl.	133	53	151	188					gut
T 155	weibl.	133	53	172	180					mittel
T 156	männl.	133	16	176	200					schlecht
Käfig 4										
T 130	weibl.	130	53	150	191					sehr gut
T 129	weibl.	130	53	112	111					sehr gut
T 131	weibl.	130	53	120	147					sehr gut
K 127	weibl.	130		112	131					—
K 128	weibl.	130	—	97	114					—
Käfig 10										
T 144	weibl.	65	53	55	115					sehr gut
T 145	weibl.	65	53	59	95					sehr gut
T 148	männl.	65	53	66	142					sehr gut
K 146	weibl.	65	—	66	107					—
K 147	männl.	65	—	63	134					—
Käfig 13										
T 175	männl.	42	55	50	99					gut
K 177	männl.	42	—	49	85					—
K 176	weibl.	42	—	49	93					—

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Tiermaterial		Geschlecht	Alter bei Trainingsbeginn		Trainingsdauer	Gewicht bei Trainingsbeginn		Gewicht bei Trainingsende	Gewichtszu- bzw. -abnahme bis Trainingsende		Laufart	
Ratte Nr.			Tag	Tag		g	g		g	%		
Käfig 9												
T 172	männl.		37		48	55		125	+ 70	+ 127,3	sehr gut	
T 173	weibl.		37		48	40		90	+ 50	+ 125,0	sehr gut	
K 174	weibl.		37		—	49		74	+ 25	+ 51,0	—	
Käfig 7												
T 161	männl.		37		55	34		106	+ 72	+ 211,8	sehr gut	
K 166	weibl.		37		—	31		100	+ 69	+ 222,6	—	
K 165	weibl.		37		—	33		90	+ 57	+ 172,7	—	
K 164	männl.		37		—	37		112	+ 75	+ 202,7	—	
Käfig 1												
T 157	männl.		36		55	35		100	+ 65	+ 185,9	sehr gut	
T 159	weibl.		36		55	35		64	+ 29	+ 82,9	gut	
K 160	männl.		36		—	36		93	+ 57	+ 158,3	—	
K 158	weibl.		36		—	34		72	+ 38	+ 111,8	—	
Käfig 11												
T 162	weibl.		33		55	34		81	+ 47	+ 138,2	gut	
T 163	männl.		33		55	35		85	+ 50	+ 142,9	mittel	
K 170	männl.		33		—	36		106	+ 70	+ 194,4	—	
K 167	männl.		33		—	33		103	+ 70	+ 212,1	—	
K 168	männl.		33		—	32		96	+ 64	+ 200,0	—	
K 169	weibl.		33		—	34		98	+ 64	+ 188,2	—	

Tabelle 5
Herzgewichte

Tier	Alter	Körper- gewicht ohne Kot	Herzgewicht	relatives Herzgewicht
Nr.	Tage	g	mg	‰

a) männliche Trainingstiere

T 163	80	77	470	6,1
T 157	83	95	550	5,8
T 175	97	96	550	5,7
T 161	84	100	490	4,9
T 172	85	122	700	5,7
T 148	95	137	720	5,4
T 136	221	172	755	4,4
T 142	247	187	940	5,0
T 151	203	212	860	4,1
T 139	221	212	800	3,7
T 152	194	229	850	3,8
T 132	246	235	1170	5,0
T 140	247	238	450	1,9
T 125	Wildfang	240	1270	5,3
T 153	194	254	1050	4,1

b) männliche Kontrolltiere

K 168	81	81	520	6,4
K 177	97	82	570	7,0
K 160	83	86	370	4,3
K 167	81	88	500	5,7
K 170	81	91	570	6,3
K 164	84	93	530	5,7
K 147	95	129	585	4,5
K 138	221	172	750	4,4
K 150	203	229	950	4,1

c) weibliche Trainingstiere

T 159	83	65	470	7,2
T 162	80	72	480	6,7
T 145	95	87	590	6,8
T 173	85	87	435	5,0
T 129	189	99	510	5,2
T 144	95	100	615	6,2
T 135	221	131	970	7,4
T 131	189	132	650	4,9
T 133	246	138	805	5,8
T 130	189	170	900	5,3

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Tier	Alter	Körper- gewicht ohne Kot	Herzgewicht	relatives Herzgewicht
Nr.	Tage	g	mg	$\frac{0}{100}$
d) weibliche Kontrolltiere				
K 158	83	71	480	6,8
K 174	85	73	480	6,6
K 165	84	76	420	5,5
K 166	84	82	520	6,3
K 169	81	82	520	6,3
K 176	97	90	520	5,8
K 146	95	93	460	5,0
K 128	189	103	505	4,9
K 127	189	122	550	4,5
K 137	221	144	555	3,9
K 120	Wildfang	159	830	5,3
K 123	Wildfang	180	920	5,1

Vormittagsstunden, also in einer Zeit, in der die Tiere physiologischerweise inaktiv sind (Slonaker 1907, 1912). Somit stellte das Training eine zusätzliche, zwangsweise Belastung des normalen Lebensablaufes der Tiere dar.

Der Trainingsbeginn erfolgte bei den Tieren der Käfige 11, 1, 7, 9 und 13 am Ende der Säuglingsperiode bzw. zu Beginn der Jugendzeit. Die übrigen Tiere verteilten sich über Jugendzeit (Käfig 10), Reifungsperiode (Käfige 4, 5, 6, 8) und Höhe des Lebens (Käfige 14, 15). Die Wildfänge des Käfigs 3 standen in der Höhe des Lebens bzw. am Beginn des reifen Alters. Die am Übergang zwischen Jugendzeit und Reifungsperiode stehenden Tiere liefen am besten. Entwicklungsmäßig, d. h. nach der Dauer des Trainings zu urteilen, hatten alle Tiere ihre entsprechende physiologische Altersstufe erreicht. Etwas zurückgeblieben sind lediglich folgende Trainingstiere: T. 175, T. 145, T. 129, T. 131 und T. 135.

Meßwerte für das maximale Lungenluftvolumen bei Trainings- und Kontrolltieren

Übereinstimmend mit den Ergebnissen früherer Untersuchungen (Clemens a. a. O.) lassen sich auch für das Trainings- und Kontrollmaterial folgende Aussagen machen:

1. Die Meßwerte des maximalen Lungenluftvolumens stehen in enger Beziehung zum Körpergewicht, d. h., daß mit steigendem Körpergewicht auch die Werte für das maximale Lungenluftvolumen ansteigen.
2. Die Maximalkapazität der Weibchen ist bei meinem Untersuchungsgut größer als die der Männchen.
3. Mit fortschreitendem Alter nimmt die Maximalkapazität bezogen auf das Körpergewicht deutlich ab.

Zur Ermittlung dieser Befunde ordnete ich die gefundenen Volumenmeßwerte wiederum nach den von mir definierten physiologischen Altersperioden sowie nach Geschlechtern; ich berechnete ferner die Werte für das maximale Lungenluftvolumen bezogen auf das Körpergewicht = 100 (Tab. 7) mit den entsprechenden Mittelwerten (Tab. 6).

Betrachtet man die Mittelwerte für die Maximalkapazität bezogen auf das Körpergewicht = 100 (Tab. 6), so fällt auf, daß sich die Werte für die Trainingstiere nur in der Jugendzeit b (weibl.) vom Vergleichsmaterial deutlich abheben¹. Weiterhin ist bemerkenswert, daß die Kontrolltiere im Index etwas höher liegen, sowohl gegenüber dem Gesamtmaterial der normalen Untersuchungsreihe (Clemens a. a. O.) als auch gegenüber dem Trainingsmaterial. Diese Unterschiede sind aber, wie die auch sonst auftretenden Differenzen, zu klein, als daß ihnen eine Realität zukommen dürfte.

Betrachtet man nun die Einzelwerte für die Maximalkapazität in der Tab. 7 und vergleicht diese mit den Zahlen der Kontrolltiere und denen meiner normalen Untersuchungsreihe, dann fällt auch hierbei auf, daß sich die Trainingstiere in ihren absoluten Werten — von einigen Ausnahmen zunächst abgesehen — nicht wesentlich von dem übrigen Material unterscheiden. Man könnte bei dieser Betrachtungsweise leicht zu einem falschen Schluß gelangen, wenn man es versäumen würde, sich den Trainingsverlauf mit seinen einzelnen Daten noch einmal zu vergegenwärtigen. Berücksichtigt man nämlich die in den vorausgegangenen Abschnitten geschilderten Trainingsdaten bei der Beurteilung der Frage, ob ein adäquater Trainingseffekt überhaupt eingetreten ist oder nicht, so ergibt sich folgendes:

¹ Hierunter befinden sich sämtliche weiblichen Trainingstiere der Jugendzeit b, wodurch der eingangs hervorgehobene Mittelwert, JZ b weiblich, an Bedeutung verliert.

Tabelle 6
Mittelwerte des maximalen Lungenluftvolumens bezogen auf das Körpergewicht = 100

Physiologisches Alter	Untrainierte Tiere (Clemens, a. a. O.)				Trainingstiere			Kontrolltiere		
	ins-gesamt	männl.	weibl.		ins-gesamt	männl.	weibl.	ins-gesamt	männl.	weibl.
Säuglingsperiode	27,6	25,8	30,9		—	—	—	—	—	—
a)	27,3	27,5	27,1	24,2	—	—	—	—	—	—
b)	22,6	22,3	22,7		23,8	22,0	25,2	22,7	22,3	23,1
Reifungsperiode	20,5	18,7	21,2		20,6	18,7	21,9	21,1	(17,1)	(23,1)
Höhe des Lebens	19,5	18,7	20,3		19,3	19,0	19,8	20,3	19,0	21,4
Reifes Alter	18,1	16,3	(20,8)		(21,3)	(20,9)	(21,7)	—	—	—

() In Klammern gesetzte Zahlen bedeutet zu wenig Tiermaterial.

Tabelle 7

Alter, Länge, Gewicht und Lungenmaximalkapazität

Ratte	Alter	Länge	Gewicht	Lungen- maximal- kapazität	Lungen- maximal- kapazität, bezogen auf Körpergew. = 100
Nr.	Tage	mm	g	ccm	
(Trainingstiere)					
männlich					
Jugendzeit b)					
163	80	160	77	17,0	22,1
157	83	175	95	22,0	23,2
175	97	180	96	19,7	20,5
161	84	175	100	22,0	22,0
Reifungsperiode					
172	85	190	122	24,8	20,3
148	95	200	137	23,4	17,1
Höhe des Lebens					
136	221	220	197	33,4	19,4
142	247	225	187	33,4	17,9
156	194	220	195	32,0	16,4
139	221	230	212	37,0	17,5
151	203	225	212	42,0	19,8
151	194	225	229	42,0	18,3
132	246	235	235	47,0	20,0
140	247	235	238	52,6	22,1
125	Wildfang	240	240	47,0	19,6
153	194	235	254	47,0	18,5
Reifes Alter					
126	Wildfang	265	331	69,2	20,9
weiblich					
Jugendzeit b)					
159	83	155	65	17,0	26,2
162	80	158	72	19,2	26,7
173	85	165	87	21,2	24,3
145	95	180	87	22,0	25,3
129	189	180	99	23,4	23,6
Reifungsperiode					
144	95	175	100	23,4	23,4
135	221	200	131	28,6	21,8
131	189	205	132	27,0	20,5

Tabelle 7 (Fortsetzung)

Ratte	Alter	Länge	Gewicht	Lungen- maximal- kapazität	Lungen- maximal- kapazität, bezogen auf Körpergew. = 100
Nr.	Tage	mm	g	ccm	
Höhe des Lebens					
133	246	210	138	27,4	19,8
154	194	215	164	33,4	20,4
130	189	215	170	35,2	20,7
155	194	205	175	32,0	18,3
134	260	230	189	37,9	20,1
149	203	230	214	42,0	19,7
Reifes Alter					
124	Wildfang	240	263	57,0	21,7
(Kontrolltiere)					
männlich					
Jugendzeit b)					
168	81	165	81	19,2	23,7
177	97	170	82	17,0	20,7
160	83	175	86	20,6	24,0
167	81	170	88	19,2	21,8
170	81	170	91	19,2	21,1
164	84	170	93	20,6	22,2
Reifungsperiode					
147	95	195	129	22,0	17,1
Höhe des Lebens					
138	221	215	172	30,4	17,7
150	203	225	219	42,0	19,2
121	Wildfang	235	235	47,0	20,0
weiblich					
Jugendzeit b)					
158	83	160	71	15,2	21,4
174	85	160	73	15,8	21,6
165	84	155	76	17,0	22,4
166	84	165	82	19,2	23,4
169	81	160	82	19,2	23,4
176	97	170	90	24,8	27,6
146	95	172	93	20,6	22,2

Tabelle 7 (Fortsetzung)

Ratte	Alter	Länge	Gewicht	Lungen- maximal- kapazität	Lungen- maximal- kapazität, bezogen auf Körpergew. = 100
Nr.	Tage	mm	g	ccm	
Reifungsperiode					
128	189	185	103	22,0	21,4
127	189	200	122	30,3	24,8
Höhe des Lebens					
141	247	200	138	30,5	22,1
143	247	210	140	33,4	23,9
137	221	200	144	27,0	18,8
123	Wildfang	210	180	37,0	20,6

Die Trainingstiere Nr. 161, 152, 140, 173, 131, 124, 122, 134, 149, 155, 156, 135, 136, 139, 162, 163, 145, 129, 175, 151 und 159 sind bei Anlegung eines sehr strengen Maßstabes zu eliminieren, da sie vom normalen Trainingsverlauf in der einen oder anderen Richtung, wie gezeigt, abweichen, so daß in diesem Tiermaterial sicher Fehlerquellen stecken, die ausgeschaltet werden müssen¹. Damit kommen für eine Bewertung nur noch folgende Tiere in Betracht: Trainingstiere Nr. 25, 132, 133, 142, 153, 154, 130, 144, 148, 172 und 157.

Bei der Auswertung der Volumenmeßwerte dieser Trainingstiere kommt man zu folgendem Ergebnis: Sämtliche Tiere, die nach Abschluß ihres Trainings in der Höhe des Lebens bzw. im reifen Alter standen, zeigen scheinbar auch jetzt noch keine Unterschiede gegenüber dem gesamten Kontrollmaterial. Scheinbar insofern, als man nämlich zu berücksichtigen hat, daß diese Tiere im Durchschnitt gegenüber dem Kontrollmaterial um 10 % an Gewicht als Trainingsfolge zugenommen haben. Mithin kann sich der absolute Wert für das maximale Lungenluftvolumen — wenn er dem Trainingsgewicht entspricht — gleichfalls vergrößert haben, sonst hätte es nämlich kleiner sein und eine Größenordnung haben müssen, wie sie einem 10 % leichteren Tier zukommt. Hier muß geklärt werden, ob die Differenz zwischen den Werten für das maximale Lungenluftvolumen der Trainingstiere und 10 % leicht-

¹ Siehe Anmerkung Seite 439.

teren Tieren signifikant ist, oder ob sie im normalen Schwankungsbereich liegt. Im ersten Falle spräche der Befund für eine „bleibende“ — zumindest für einen gewissen Zeitraum bleibende — Hypertrophie, im letzteren Fall dagegen hätte sich nichts ereignet. Auskunft hierüber kann man nur aus dem Zahlenmaterial meiner ersten Arbeit (Clemens a. a. O.) erhalten, da dieses groß genug sein dürfte, die normale Schwankungsbreite der Werte für das maximale Lungenluftvolumen zu erkennen.

Bei diesem Vergleich zeigt sich, daß bei den Trainingstieren Nr. 132 und 125 sicher eine Vermehrung des maximalen Lungenluftvolumens als Trainingsfolge eingetreten ist (etwa um 19 %); der Wert für das maximale Lungenluftvolumen entspricht hier dem Gewicht bei Trainingsende. Die Werte für die Trainingstiere Nr. T 142 ♂, 153 ♂, 133 ♀ und 154 ♀ liegen im Bereich der normalen Schwankungsbreite. Eine Vergrößerung des Wertes über das normale Maß hinaus ist bei dem Trainingstier Nr. 130 ♀ fraglich. Für die geschilderten Befunde spricht auch das Verhalten der Indices (maximales Lungenluftvolumen bezogen auf das Körpergewicht = 100).

Unterschiedlich verhalten sich diejenigen Trainingstiere (Nr. T 157 ♂, 172 ♂, 148 ♂, 144 ♀), die bei Abschluß des Trainings das Ende der Jugendzeit bzw. den Beginn der Reifungsperiode erreicht haben. Diese Tiere weisen alle eine Vermehrung des absoluten maximalen Lungenluftvolumens auf, sowohl gegenüber den Kontrolltieren als auch gegenüber dem Gesamtmaterial. Hierbei handelt es sich um Tiere, bei denen der Trainingsbeginn so früh erfolgte, daß er noch in die Periode eines normalerweise vorhandenen echten Lungenwachstums (Hyperplasie) fiel (Clemens a. a. O.). Diese Tiere haben ein maximales Lungenluftvolumen, welches nicht nur dem Trainingsgewicht entspricht (s. o.), sondern darüber hinaus (um 1,4—2,8 ccm) vergrößert ist. Dabei ist zu beachten, daß bei diesen stark wachsenden Tieren das Trainingsgewicht gegenüber dem Kontrollmaterial um 20 bis 40 % höher liegt! Hier beträgt die Zunahme des maximalen Lungenluftvolumens 16 bis 40 %, also wesentlich mehr als bei den älteren Tieren, was nach den bisherigen Erfahrungen (Clemens a. a. O.) für einen hyperplastischen Vorgang spricht (Ratte Nr. T 157 = 27 %; T 172 = 31,5 %; T 148 = 16,2 %; T 144 = 41 % Volumenzunahme gegenüber den 20 bis 40 % leichteren Tieren).

Die geschilderten Befunde stehen in Übereinstimmung mit den Ergebnissen meiner vorangegangenen Arbeit. Danach dürfte durch das Lauftraining eine Vermehrung des maximalen Lungenluftvolumens über die Norm vorwiegend durch Hyperplasie erfolgen, wenn das Training zu einem Termin beginnt, bei dem normalerweise ein echtes Lungenwachstum stattfindet. Nach diesem Zeitpunkt paßt sich der Organismus den erhöhten Leistungsforderungen durch eine zumindest zeitweilig bleibende Erweiterung (Hypertrophie) der lufthaltigen Gänge an. Da lebendregulatorische Vorgänge, wie Einbeziehung der Residualluft bzw. physiologisch atelektatischer Bezirke in die Atmung durch Verbesserung der Atemtechnik, Hypertrophie der Atemmuskulatur usw. hier nicht mehr wirksam sein können, muß es sich bei der Vermehrung des maximalen Lungenluftvolumens um eine organeigene Reaktion als Trainingsfolge handeln.

Betrachtet man die Verteilung der Geschlechter bei den übriggebliebenen Trainingstieren, so läßt sich folgende Feststellung treffen: Unter den vier positiv bewerteten (Hyperplasie) jugendlichen Tieren befinden sich 3 Männchen und nur 1 Weibchen, obwohl mehr Weibchen als Männchen zum Training zur Verfügung standen. Bei den älteren Tieren sind die beiden mit Sicherheit positiv bewerteten Tiere Männchen. Kein Ergebnis zeigten zwei Männchen und zwei Weibchen. Ein Weibchen hat eine fragliche Erhöhung des Wertes für das maximale Lungenluftvolumen gezeigt. Danach ist man wohl berechtigt anzunehmen, daß die Männchen, wie auch schon der Trainingsverlauf andeutete, besser auf das Training ansprechen als die Weibchen.

Die Frage, bis zu welchem Alter man mit einem derartigen Trainingseffekt rechnen kann, läßt sich mit dem vorliegenden Material bisher nicht endgültig beantworten, da älteres Tiermaterial nicht zur Verfügung stand. Das älteste positiv bewertete Tier hatte ein kalendermäßiges Alter von 246 Tagen (dazu ein Wildfang unbekannten Alters, der etwa in der gleichen Größenordnung liegen dürfte). Dies entspricht dem Ende des ersten Drittels der Höhe des Lebens, was bei vorsichtiger Übertragung auf den Menschen (siehe physiologische Alterseinteilung, C l e m e n s a. a. O.) einem Lebensalter von etwa 30 Jahren gleichkäme.

Weiteren Untersuchungen muß es vorbehalten bleiben, die Auswirkungen eines längeren Trainings auf die Lunge zu studieren. Dabei ist auch an eine Kontrolle der Frisch- und Trockengewichte

der Lungen sowie an vergleichende Messungen der Thoraxmaße gedacht, die ich bei dem vorliegenden Untersuchungsmaterial aus technischen Gründen nicht vornehmen konnte. Erst nach Abschluß dieser Untersuchungsreihen wird es möglich sein, sich mit der bisher vorhandenen Literatur über den Einfluß des Trainings auf die Lunge auseinanderzusetzen.

T = Trainingstier

K = Kontrolltier

Schrifttum

Anthony, A. J.: Untersuchungen über Lungenvolumina und Lungenventilation. Habilitationsschrift Hamburg 1930, Vogel-Verlag, Leipzig. — Clemens, H. J.: Untersuchungen über das maximale Lungenluftvolumen. Ein Beitrag zum Problem des postnatalen Lungenwachstums. *Morph. Jb.* **95** (1955) 447—517. — Farris R. J. and J. Q. Griffith: The rat in laboratory investigation. 2. Aufl. J. B. Lippincott Company, Philadelphia, London, Montreal 1949. — Hesse, R.: Das Herzgewicht der Wirbeltiere. *Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. physiol. d. Tiere* **38** (1921) 243—364. — Hoske, H.: Entwicklungsförderung und Anlagepflege. Verlag J. A. Barth, Leipzig 1934, staatsmedizinische Abhandlungen Nr. 3. — Kölliker, A.: Zur Kenntnis des Baues der Lunge des Menschen. *Verh. physik.-med. Ges. Würzburg* **16** (1881) 1. — Mertz, I.: Eine neue Methode der Lungenvolumenmessung bei Säugetieren. *Zool. Jb. Anat.* **64** (1938) 347—370 (Inaug.-Diss. Berlin 1936). — Petov, H. und W. Siebert: Studien über Arbeitshypertrophie des Muskels. *Z. klin. Med.* **102** (1926) 427—433. — Secher, K.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Anstrengungen auf die Größe des Herzens. *Z. ges. exper. Med.* **14—22** (1921) 113—129. — Ders.: Experimentelle Untersuchungen über das Körpergewicht von Ratten beim Trainieren. *Z. ges. exper. Med.* **47** (1925) 125—128. — Siebert, W.: Untersuchungen über Hypertrophie des Skelettmuskels. *Z. klin. Med.* **109** (1929) 350—359. — Slonaker, J. R.: The normal activity of the white rat at different ages. *J. Comp. Neur. and Psychol.* **17** (1907) 342—359. — Ders.: The normal activity of the albino rat from birth to natural death, its rate of growth and the duration of life. *J. Animal Behavior* **2** (1912) 20—42. — Stieve, H. H.: Muskelleistung und Herzgröße bei verschiedenen Tieren. *Verh. d. Anat. Ges. Würzburg* (1934) 86—107. — Wetzels, G.: Die Luftröhre und die Lungen des Kindes. In: *Hdb. d. Anat. d. Kindes*, Bergmann Verlag, München 1936. — Worringen: Sport und Lungenausbildung. (Die Beeinflussung der Fassungskraft der Lunge durch die verschiedenen Sportarten.) *Z. f. d. ges. physikal. Therapie* **31** (1926) 132—144.

Die Intercostalmuskulatur und ihre Derivate beim Kaninchen

Von

Thydsen Meinertz

Mit 13 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 2. 8. 1954)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	447
Mm. intercostales externi und Mm. levatores costarum	448
Mm. intercostales interni	453
M. transversus thoracis	458
M. sterno-costalis	458
M. serratus dorsalis	461
M. serratus ventralis	465
Mm. scaleni	466
(M. longus atlantis, Krause)	471
(M. scalenus posticus, Krause)	472
Zusammenfassung	474
Literaturverzeichnis	475

Einleitung

Die Intercostalmuskulatur und ihre Derivate umfaßt nur Hypaxonalische Muskeln in der Thoraxregion und den unmittelbar angrenzenden Gebieten. Sie sind alle mit Ursprung oder Anheftung oder beiden Teilen mit den Rippen verbunden, entweder den Rippen im Brustkasten selbst oder den Rippenrudimenten der Halswirbeln. Der primitive Zustand mit einer gleichmäßigen Verteilung der Muskelschichten in der Brustregion ist durch die kräftige Entwicklung des Vordergliedes gestört worden; es haben sich autochtone Gliedermuskeln sekundär am Brustkasten befestigt (M. latissimus dorsi). Derivate der Intercostalmuskulatur

sind mit dem Schultergürtel verknüpft worden (*M. serratus ventralis*), und der *M. pectoralis* beherrscht die ventrale Seite des Brustkastens. Dies hat verschiedene Änderungen in der primären Topographie mit sich gebracht. Ein Teil der Muskulatur ist nach hinten verdrängt, meist bei Formen mit breitem Brustkasten, weniger bei Formen wie dem Kaninchen mit einem recht schmalen, zusammengedrückten Brustkasten. Es ist jedoch nicht der Zweck dieser Arbeit auf dieses Problem näher einzugehen; vielmehr war es unsere Absicht eine detaillierte topographische Darstellung zu geben, hauptsächlich weil das Kaninchen eines der allerwichtigsten Untersuchungsobjekte in unseren Laboratorien ist.

Mm. intercostales externi und Mm. levatores costarum. Abb. 1—6

Ursprung: Die kaudale Kante der Rippen sowie der angrenzende Teil ihrer lateralen Fläche.

Anheftung: Die kraniale Kante der Rippen sowie der angrenzende Teil ihrer lateralen Fläche.

In großen Zügen genommen liegen die *Mm. intercostales externi* ausgespannt zwischen den knöchernen Teilen der Rippen, nach hinten zu auch noch in geringem Grad zwischen den angrenzenden Teilen der Rippenknorpel, und sie füllen dadurch den größten Teil der Intercostalräume aus (Abb.-1).

Der einzelne *M. intercostalis externus* nimmt gewöhnlich dorsal an Dicke zu, und zwar derart, daß die Muskelschicht unter dem *M. iliocostalis* dreimal so dick sein kann wie an der ventralen Kante. In diesem dicken, dorsalen Teil ist der *M. levator costae* mit einbefaßt.

In den 3—5 vorderen Intercostalräumen ist der Faserverlauf deutlich absteigend, indem dieselben wie im *M. obliquus abdominis externus* in ventro-kaudaler Richtung verlaufen. Nach hinten zu wird der Faserverlauf allmählich longitudinal im Verhältnis zur Längsachse des Körpers, während er im Verhältnis zu den Rippen einen Winkel von ungefähr 45° bildet. Der absteigende Verlauf der Fasern bewirkt gleichzeitig, daß der ventrale Rand der *Mm. intercostales externi* gezackt erscheint.

Es finden sich eine Menge oberflächlicher Sehnenstriche vor, namentlich am Ursprung und an der Anheftung; sie sind am zahlreichsten an den hinteren *Mm. intercostales externi*. In der Regel sind die vorderen und hinteren Rippen ganz von Muskel-

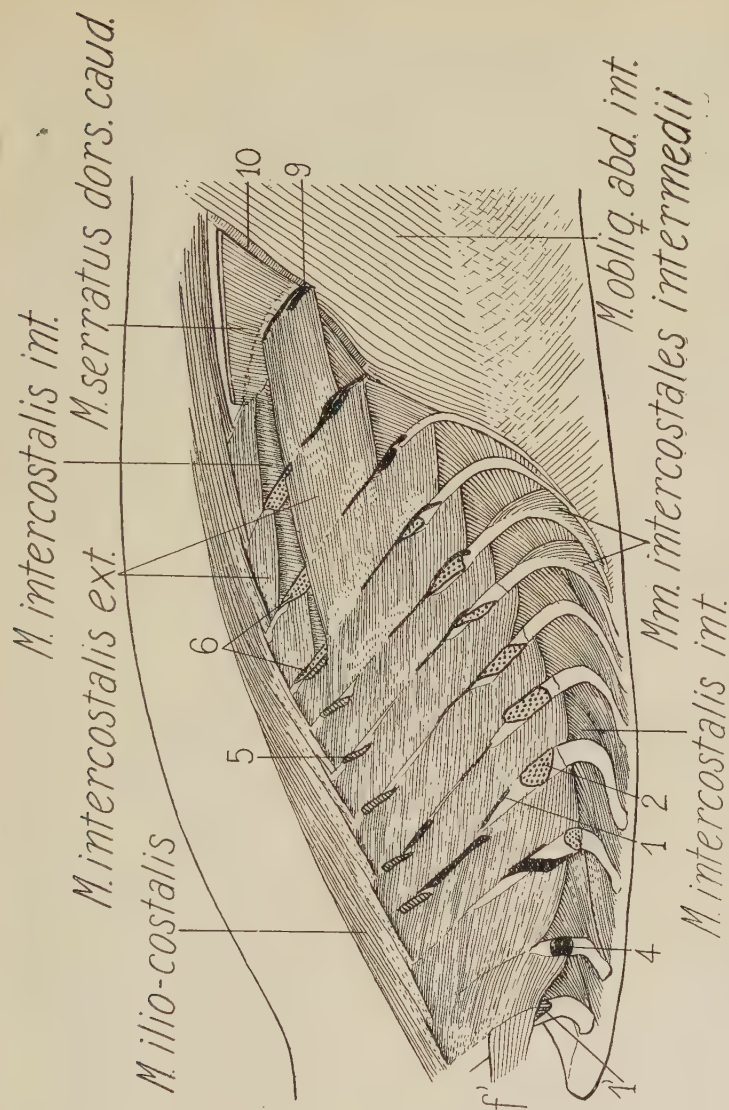


Abb. 1. Der Thorax beim Kaninchen. Das Vorderglied und seine Muskulatur, M. obliquus abdominis ext. und M. scalenus medius entfernt. Mm. intercostales interni und M. intercostalis ext. p. dorsalis sichtbar. Insertion (Ursprung) des 1). M. obliquus abdominis ext., 1') M. sterno-costalis, 2) M. serratus ventralis thoracis, 4) M. scalenus medius, 5) M. serratus dorsalis cranialis, 6) M. serratus dorsalis caudalis, 9) M. latissimus dorsi; 10) der M. transversus abdominis. f = M. scalenus anticus (W. Krause)

und Sehnenfasern bedeckt; auf den mittleren Rippen kommt jedoch der Knochen auf mehreren schmalen Feldern zum Vorschein.

Der 1. Intercostalraum. Der M. intercostalis externus ist gleich den hinten liegenden Mm. intercostales externi dorsal dick und ventral dünn, im übrigen aber der kräftigste von ihnen. Im dorsalen Teil des Muskels ventral zum M. ilio-costalis gehen die

oberflächlichen Muskelfasern über den 2. Intercostalraum hinüber und befestigen sich an der 3. Rippe.

Der *M. intercostalis externus* 1 geht dorsal gleichmäßig in den *M. levator costae* über, dem weit kräftigsten Teil der Muskulatur im 1. Intercostalraum, und der von der kaudalen Kante des Quersapfens der 1. Thoracalrippe entspringt. Der laterale Teil dieses Muskels entspringt mit einem kräftigen, oberflächlichen Sehnenblatt, und ein Teil seiner oberflächlichen Muskelfasern setzt sich bis zur 3. Rippe fort als ein Teil des *M. intercostalis externus* 2. Der dorso-mediale Teil entspringt größtenteils fleischig und inseriert an der kranialen Fläche der 2. Rippe ventral zum Tuberculum costae sowie am Collum costae.

Der 2. Intercostalraum. Die Muskulatur wie im 1. Intercostalraum, doch setzt sich keine der Muskelfasern im nachfolgenden Intercostalraum fort.

Der 3. Intercostalraum. Der *M. intercostalis externus* kennbar dünner als der *M. intercostalis externus* 1.

Der 4. Intercostalraum. Die Muskulatur wie im 3. Intercostalraum, doch mit der Abweichung, daß die Muskelplatte hier beginnt zwischen die Rippenknorpel einzuschreiten; in den nächsten Intercostalräumen wird diese Tendenz ausgeprägter.

Der 5. Intercostalraum. Die Muskulatur wie im 4. Intercostalraum, wird aber ständig dünner und der *M. levator costae* 5 bekommt einen mehr absteigenden Verlauf.

Der 6. Intercostalraum. Die Muskulatur etwas kräftiger als im 5. Intercostalraum; die Zunahme an Dicke des Muskels dorsal ist aber nicht so groß wie in den voranliegenden Intercostalräumen; und wenn man die *Mm. levatores costarum* als denjenigen Teil der *Mm. intercostales externi* anspricht, die von den Quersapfen entspringen, so reicht der *M. levator costae* 6 mit seiner Anheftung länger an den Rippen hinab als die voran liegenden *Mm. levatores costarum*. Der *M. levator costae* 6 hat also eine 1,5 mal so lange Anheftung wie der *M. levator costae* 3. Die Insertionsfelder der *Mm. levatores costarum* werden mit anderen Worten gleichmäßig länger je weiter rückwärts sie liegen (Abb. 4).

Der 7. Intercostalraum. Der *M. intercostalis externus* ungefähr wie im 6. Intercostalraum; aber auf der Innenseite beginnen deutliche Sehnenfasern aufzutreten.

Der 8. Intercostalraum. Deutliche Sehnenfasern auf der Innenseite des *M. intercostalis externus*, und sie bilden sich auf der Innenseite des *M. levator costae* zu einer ziemlich kräftigen Sehnenplatte aus. Letzterer tritt im 8. Intercostalraum zum ersten Mal im Ursprung leicht getrennt vom *M. intercostalis externus* auf. Diese Trennung wird im 9. und 10. Intercostalraum noch ausgeprägter (Abb. 4). Er ist auch dünner als in den vorhergehenden Räumen.

Der 9. Intercostalraum. Im 9., 10 und 11. Intercostalraum werden die *Mm. intercostales externi* von den 3 vorderen Zipfeln des *M. serratus dorsalis caudalis* durchbrochen (Abb 5 und 1); dadurch entsteht im *M. intercostalis ext.* eine Öffnung, die den Muskel in eine dorsale und eine ventrale Portion teilt (*Pars dorsalis et ventralis*, vgl. Abb. 1, 4 und 5). Der *M. intercost. ext. p. ventralis* ist ventral sehr dünn, dorsal dick; der *M. intercost. ext. p. dorsalis* ist kräftig, aber schwächer im Übergang zum *M. levator costae* 9. Der *M. levator costae* 9 mit Hinblick auf das Sehnenblatt wie 8, entspringt aber sowohl von der Hinterkante wie der Unterseite des Querzapfens.

Der 10. Intercostalraum. *Pars ventralis* sehr kräftig; *Pars dorsalis* wie im 9. Intercostalraum mit mehr absteigenden Muskelfasern und kräftigeren, oberflächlichen Sehnenstrichen als in der *Pars ventralis*. Die *Pars dorsalis* stößt mit dem *M. levator costae* 10 zusammen, aber sie sind von einander deutlich abgegrenzt.

Beide Muskeln sind dünner als die *P. ventralis*, und der *M. levator cost.* hat auf der Innenseite ein kräftiges Sehnenblatt, eine Fortsetzung der Sehnenfasern auf der Innenseite der *P. dorsalis*. Der *M. levator cost.* entspringt sowohl kaudal, lateral und ventral am Querzapfen.

Der 11. Intercostalraum. Wie im 10. Intercostalraum, doch sind *Pars dorsalis* und *M. levator costae* 11 durch einen Zwischenraum getrennt, der von einem dünnen Sehnenblatt gedeckt wird, das sich in die Innenseite der beiden Muskeln einfügt (Abb. 4).

Vom Querzapfen des 7. Halswirbels zum Querzapfen des 1. Thoracalwirbels und der Basis der 1. Rippe läuft eine kleine Muskelportion, der *M. levator costae primae* (Abb. 4), der sehr an die eben besprochenen *Mm. levatores costarum* erinnert, vielleicht

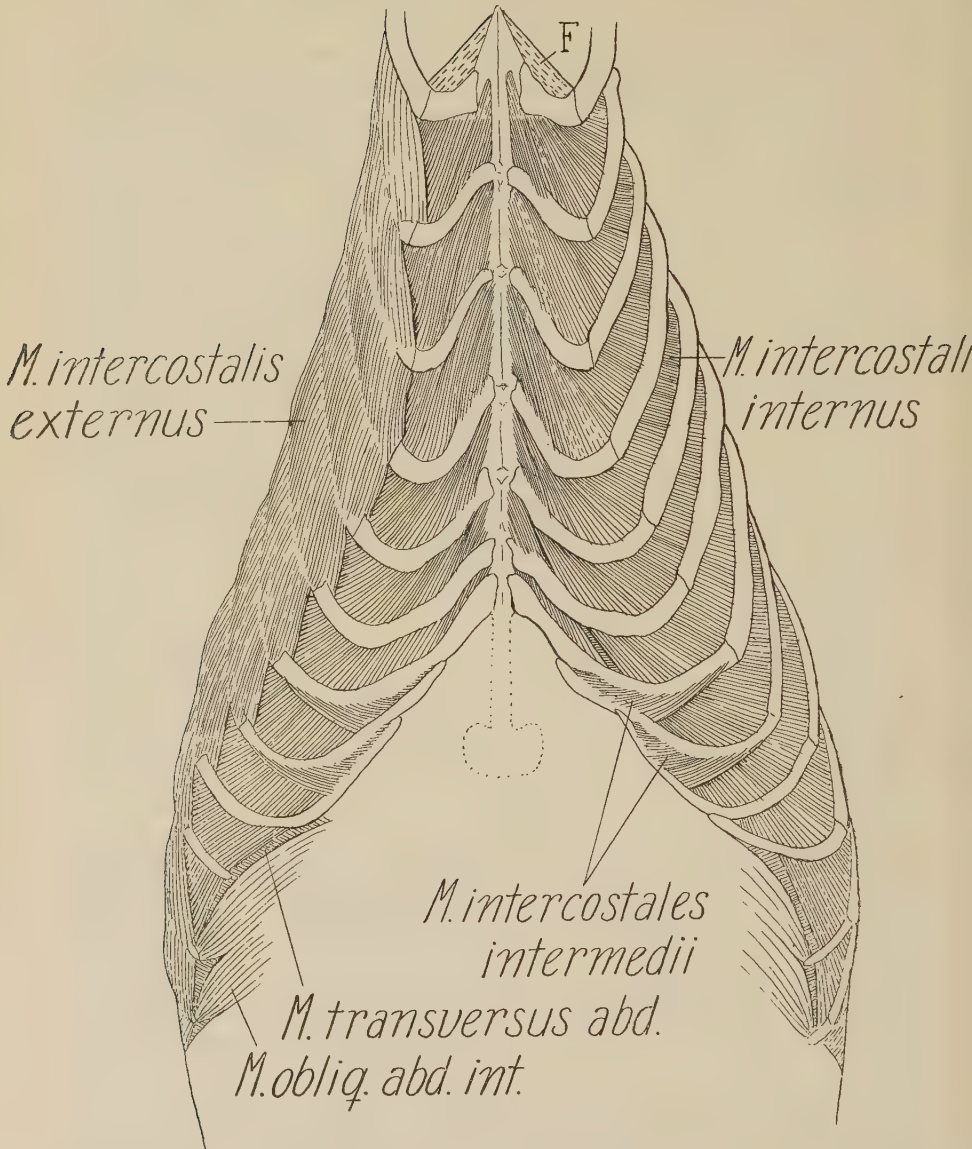


Abb. 2. Kaninchen. Der Thorax von der Ventralseite gesehen. Auf der linken Seite nur eingezeichnet die *Mm. intercostales interni* und die *Mm. intercostales intermedii*, auf der rechten Seite außerdem die *Mm. intercostales externi*. *F* = die Fascie zwischen der Spitze des Manubrium sterni und dem Rippenknorpel

aber zu den *Mm. intercostales dorsales longi* gehört. Diese Portion wird bei W. Krause als *M. scalenus posticus* erwähnt.

Wenn das Vorderglied und sämtliche zum Vorderglied gehörenden Muskeln von der Körperwand entfernt sind, so kann man beobachten, daß die *Mm. intercostales externi*, als Muskelplatte unter einem betrachtet, hinten vom *M. oblig. abd. ext.* fortgesetzt werden, der dieselbe Faserrichtung aufweist, und mit 10 Zipfeln, jedem auf einer der 10 letzten Rippen, entspringt (Abb. 5). In einzelnen Fällen habe ich bei letzterem Muskel noch

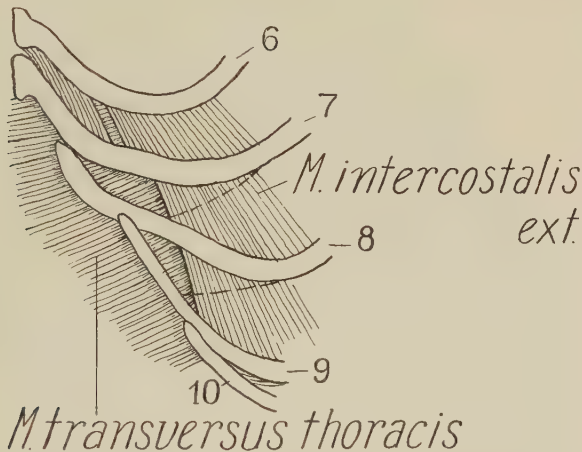


Abb. 3. Kaninchen. Detail zu Abb. 2 von der Ventralseite des Thorax. 6—10 = 6.—10. Rippenknorpel. Die beiden punktierten Linien geben die kaudale Grenze zwischen den *Mm. intercostales intermedii* an. Der *M. transversus abdominis* ist im 6.—8. Intercostalraum sichtbar

einen Zipfel gefunden, der von der 2. Rippe ausging (Abb. 10). Die Ursprungsfelder des *M. oblig. abd. ext.* auf den Rippen liegen vornehmlich proximal zu den Ursprüngen des *M. serratus ventralis thoracis* und *M. latissimus dorsi*, also so weit drinnen auf dem Brustkasten, daß sein vorderster Teil beim Kaninchen mit zur Thoraxmuskulatur gerechnet werden kann.

Mm. intercostales interni (Abb. 1, 2, 4, 7)

Ursprung: Die *Mm. intercostales interni* entspringen in ihren Hauptzügen sowohl am knorpeligen wie knöchernen Teil der kaudalen Kante der Rippen und am Sternum.

Anheftung: Die kraniale Kante der Rippen.

Die *Mm. intercostales interni* liegen innerhalb der *Mm. intercost. ext.* und sind wie diese zwischen den Rippen ausgespannt,

füllen aber im Gegensatz zu letzteren auch die Zwischenräume zwischen den Rippenknorpeln aus (Abb. 2).

Entfernt man das Vorderglied und die Pectoralismuskulatur, so kommt der *M. intercostalis internus* zum Vorschein, und zwar ventral im 2. und 3. Intercostalraum in der Öffnung, die zwischen *M. scalenus medius*, *M. sternocostalis*, *M. rectus abdominis* und dem vorderen Zipfel (von der 3. Rippe) des *M. obliquus abdominis externus* gebildet wird (Abb. 6). Eine solche Öffnung findet sich nicht vor, wenn ein weiterer Zipfel des *M. obl. abd. ext.* von der 2. Rippe ausgeht (Abb. 10).

Entfernt man ferner noch den *M. rectus abd.*, *M. obliquus ext. abd.*, *M. longissimus dorsi*, *M. serratus ventralis thoracis*, den *M. scalenus medius*, *M. sterno-costalis*, den *M. serratus dorsalis* und den *M. iliocostalis* und den medial zu diesem liegenden Teil der epaxonalen Muskulatur, so tritt die ganze Intercostalmuskulatur zutage; die ventrale Bekleidung des Brustkorbes besteht scheinbar nur aus den *Mm. intercost. int.* (Abb. 1, 2 und 4). Dieser Teil der Brustwand wird aber noch durch den *M. transversus thoracis* verstärkt, der auf der Innenseite des Brustkastens liegt im Feld zwischen Sternum und den knöchernen Enden der 2. bis 6. Rippe. Die ventralen Felder in den hintenliegenden Intercostalräumen und namentlich in 6—8 haben also, wenigstens zum Teil, nur eine Schicht Muskulatur, die zugleich ziemlich dünn ist (Abb. 7). Entfernt man den größten Teil der *Mm. intercost. ext.*, so bekommt man einen Überblick von der internen Intercostalmuskulatur.

Für die Intercostalräume zwischen den echten Rippen gilt, daß die Muskelfasern medio-ventral nur in geringem Grad aufsteigend sind, weil sie eine ungefähr kranio-kaudale Hauptrichtung verfolgen, während sie lateral allmählich mehr und mehr aufwärts streben; ein einigermaßen gleichmäßiger Verlauf kommt erst zwischen den knöchernen Rippenstücken zustande (Abb. 4). Der Winkel zwischen den Muskelfasern in den vorderen Intercostalräumen und den Rippenknorpeln ist etwa $30-35^{\circ}$, nähert sich aber allmählich mehr und mehr einem Winkel von etwa 90° , je kaudaler der Intercostalraum liegt (Abb. 2). Den gleichen Winkel findet man zwischen den Rippen. Infolge des aufsteigenden Faserverlaufes entsteht ein kleiner, offener Raum zwischen dem dorso-medialen Rand des Muskels und dem Wirbelkörper.

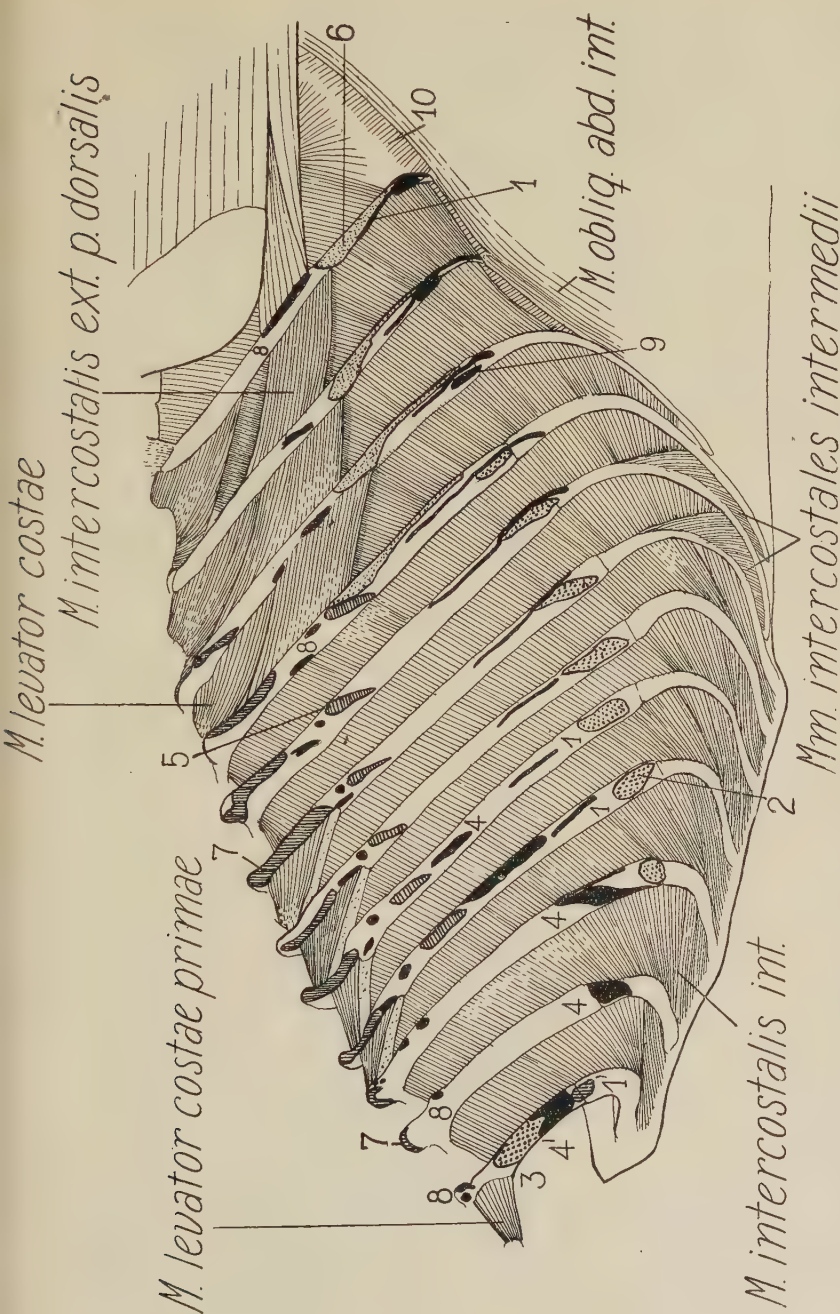


Abb. 4. Der Thorax beim Kaninchen. Mm. intercostales interni. Mm. intercostales externi sind entfernt, mit Ausnahme einiger Mm. levatores costarum sowie des M. intercostalis ext. p. dorsalis im 9.—11. Intercostalraum. Anheftung (Ursprung) des: 1) M. obliquus abd. ext., 1') M. sterno-costalis (gestrichelt), 2) M. serratus ventralis thoracis (getüpfelt), 3) hinteren Zipfels des M. serratus ventralis cervicis (getüpfelt), 4) M. scalenus medius (schwarz), 4') M. scalenus anticus (schwarz), 5) M. serratus dorsalis cranialis (gestrichelt), 6) M. serratus dorsalis caudalis (getüpfelt), 7) M. longissimus dorsi (gestrichelt), 8) Ilio costalis (schwarz), 9) M. latissimus dorsi (schwarz); 10) M. transversus abdominus

Ursprung und Anheftung der Muskeln an den knöchernen Stücken der Rippen sind keiner nennenswerten Variation unterworfen; ventral entspringen und inserieren die Muskeln an der Vorder- bzw. Hinterkante der Rippen; dorsal geht der Ursprung etwas auf die innere Fläche der Rippe ein, während die Insertion auch hier auf der Vorderkante liegt.

Der ventrale Teil, d. h. der Teil, der zwischen den Rippenknorpeln liegt, ist im Gegensatz zu dem oben erwähnten dorsalen Teil unregelmäßiger in seinem Faserverlauf und läßt sich in der Regel im einzelnen Intercostalraum in mehrere Portionen teilen. Von diesen tritt die vom Sternum entspringende Portion in ihrem Ursprung oft ein wenig über den Teil hinüber, der vom distalen Teil des Rippenknorpels ausgeht (1., 3. und 4. Intercostalraum, Abb. 4).

Nur in den 5 vordersten Intercostalräumen gibt es einen Ursprung vom Sternum; die betreffenden Muskelportionen befestigen sich medial bis zu $\frac{2}{3}$ der Rippenknorpel und die eigentliche Befestigung schreitet auf die äußere Fläche hinein.

Im 6. Intercostalraum gibt es keinen Ursprung vom Sternum, sondern die betreffende Portion entspringt vom Rippenknorpel und kann vom übrigen (dorsalen) Teil des Muskels durch eine Spalte getrennt sein. Im 7. und 8. (und mitunter im 9., da aber stets in geringem Grad [Abb. 4, 3 und 1]) Intercostalraum füllt der *M. intercostalis int.* die mediale Spitze des Raumes nicht aus. Die Öffnung wird inwendig vom *M. transversus abdominis*, auswendig von je einer kleinen, beiläufig dreieckigen Muskelplatte mit absteigenden Muskelfasern bedeckt. Diese beiden Muskelplatten, die *Mm. intercostales intermedii*, entspringen am Rippenknorpel von seinem Hinterrand und dem anliegenden Teil seiner ventralen Fläche, und sie befestigen sich am vorderen Rand des nachfolgenden Rippenknorpels. Die kranialen Fasern in den Platten sind am kürzesten und zugleich schwach nach vorne gerichtet, die kaudalen am längsten und schwach nach hinten gerichtet (Abb. 1, 2 und 4).

Im 10. und 11. Intercostalraum findet man eine sehr schmale Spalte zwischen dem *M. intercostalis internus* und dem *M. obliquus internus abdominis*; die Muskelplatten liegen auch im selben Plan und haben die gleiche Faserrichtung (Abb. 1 und 4), was nach ihrer gemeinsamen Abstammung zu erwarten war.

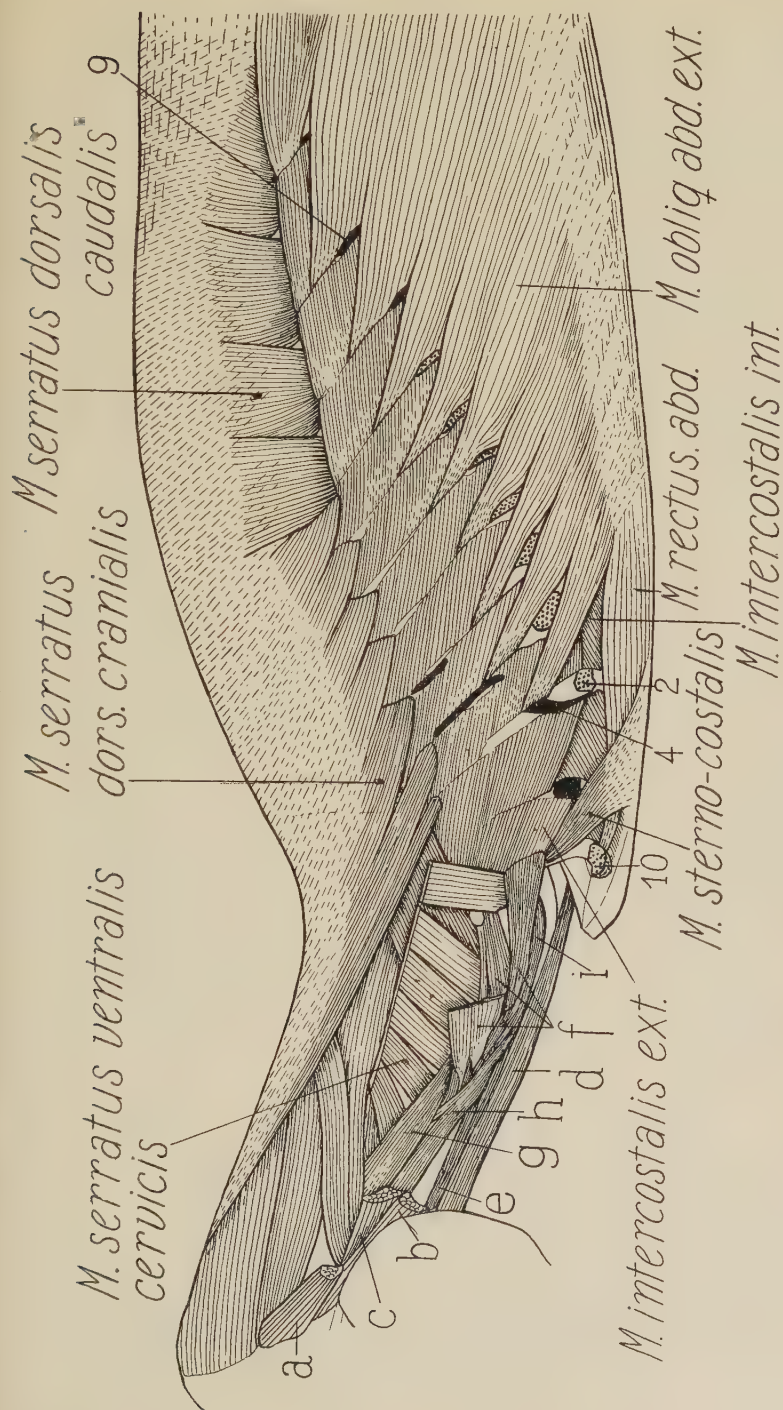


Abb. 5. Der Thorax und Hals des Kaninchens. Vorderglied und die mit dem Schulterblatt zusammenhängende Muskulatur sind entfernt, mit Ausnahme des proximalen Teiles des *M. serratus ventralis cervicis*. Anheftung (Ursprung) des: 2) *M. serratus ventralis thoracis* (getüpfelt), 4) *M. scalenus medius* (schwarz), 9) *M. latissimus dorsi* (schwarz), 10) Ursprung des *M. pectoralis minor* prof. (getüpfelt), *a* = *M. cleido-mastoideus*, *b* = *M. sternomastoideus*, *c* = *M. levator scapulae* + *M. b. humeralis*, *d* = *M. sterno-hyoideus*, *e* = *M. sterno-thyroideus*, *f* = *M. scalenus medius*, *g* = *M. longus colli* (sämtliche: W. Krause); *h* = *M. rectus capitis anticus major*, *i* = *M. longus capitis*.

Es können Fälle vorkommen, wo der 10. Rippenknorpel zu einem kleinen Stumpf reduziert ist wie an den beiden hinteren Rippen. In Abb. 2 ist dies auf der rechten Seite der Fall; hier wird dann das Verhältnis im 9. Intercostalraum zwischen M. intercost. int. und M. obliq. int. abd. wie in den beiden letzten Räumen.

M. transversus thoracis (Abb. 7)

Ursprung: Am Corpus sterni, lateral zur dorsalen Fläche, von etwa der Mitte der 1. Sternebrae und ungefähr bis zur knorpeligen Fläche am Proc. xiphoideus.

Anheftung: Auf dem knorpeligen Teil der 2.—6. Rippen dicht am Übergang zum knöchernen Teil. Die zwischen den Rippen inserierenden Muskelfasern inserieren sich teils an der Pleura parietalis, teils an der Fascie auf den Mm. intercostales interni.

Der M. transversus thoracis liegt auf der Innenseite des Brustkastens und deckt das Feld zwischen Sternum und den knöchernen Enden der 2.—6. Rippe (Abb. 7). Es ist eine hinten dünnere, vorne dickere Muskelplatte, deren Muskelfasern kaudal ungefähr transversal verlaufen; kranial nehmen die Muskelfasern allmählich eine mehr latero-kraniale Richtung ein und bilden vorne einen Winkel von 45° mit dem Sternum. Die Breite der Muskelplatte nimmt nach hinten zu.

Zwischen dem 7. Rippenknorpel und dem Proc. xiphoideus geht der M. transversus thoracis gleichmäßig in dessen kaudale Fortsetzung, den M. transversus abdominis, über, der auch mit dem Brustkasten zusammenhängt durch seinen Ursprung an der inneren Fläche der 6 hintersten Rippen oder Rippenknorpel. W. Krause gibt an, daß der M. transversus abd. von den 7 hintersten Rippen entspringt.

M. sterno-costalis (Abb. 5, 6 und 8)

Ursprung: Die laterale Fläche am distalen Ende der 1. Rippe, sowie dem angrenzenden Teil des Rippenknorpels.

Anheftung: Mit einem dünnen Sehnenblatt am Sternum auf der Strecke zwischen 2. und 4. Rippenknorpel.

Der M. sterno-costalis (Abb. 5 und 6) ist ein kleiner, verhältnismäßig kräftiger Muskel, der über der Mitte etwa 8 mm breit ist. Sein Ursprung ist fleischig und das größte Feld des Ursprungs

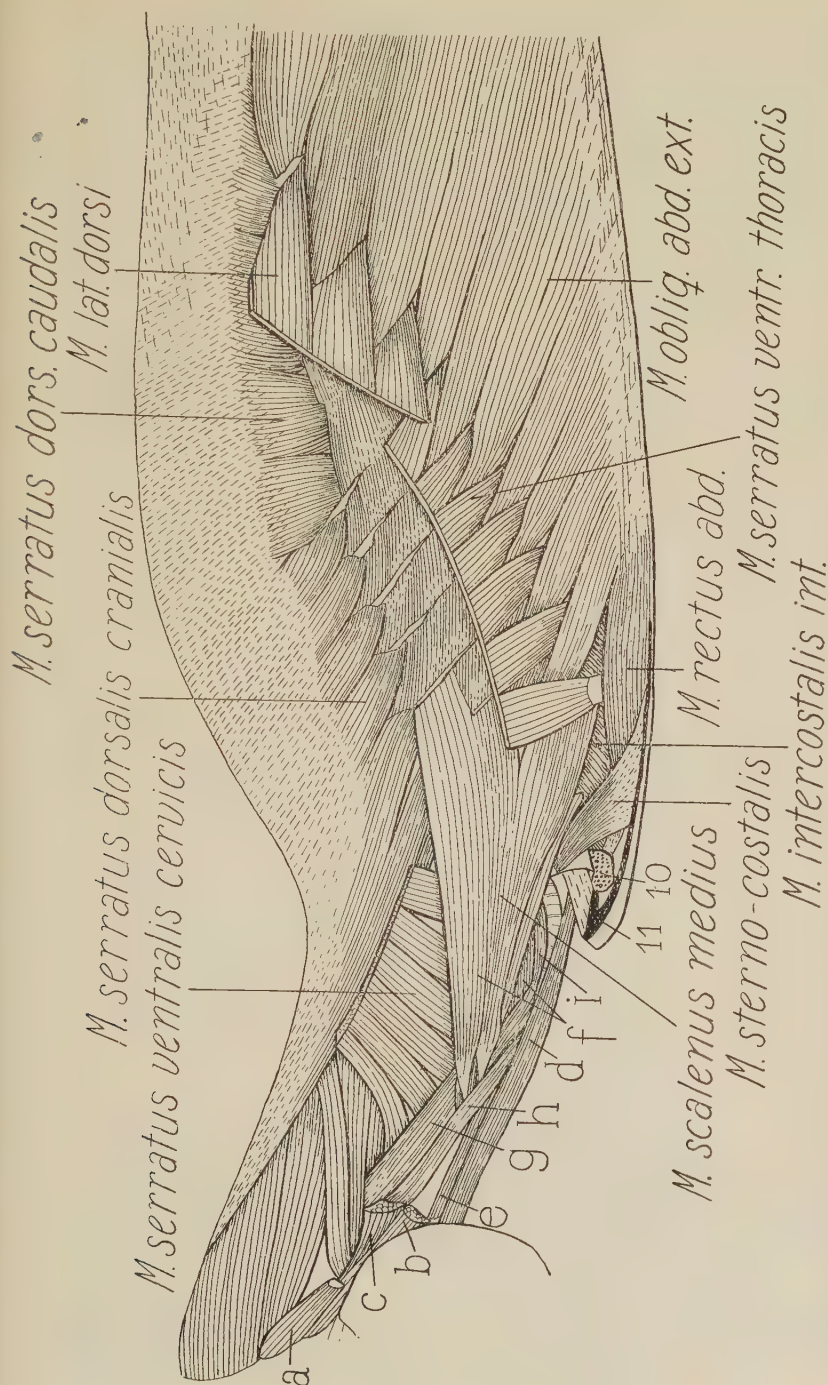


Abb. 6. Der Thorax und Hals beim Kaninchen. Das Vordergürtel und seine Muskulatur sind entfernt, mit Ausnahme des proximalen Teiles des *M. serratus ventralis* und *M. latissimus dorsi*. 10 und 11) Ursprung des *M. pectoralis minor*. *a* = *M. cleido-mastoideus*, *b* = *M. sterno-mastoideus*, *c* = *M. levator scapulae major* + *M. basi-humeralis*, *d* = *M. sternohyoideus*, *e* = *M. sterno-thyroideus*, *f* = *M. scalenus medius et anticus* (W. Krause), *g* = *M. longus atlantis* *h* = *M. crectus capitis anticus major*, *i* = *M. longus colli* (W. Krause)

liegt auf dem Rippenknorpel. Die Muskelfasern divergieren gleichmäßig auf die Anheftung zu; die costalen $\frac{2}{3}$ sind fleischig, das sternale $\frac{1}{3}$ besteht aus einem dünnen Sehnenblatt mit stark divergierenden Sehnenfasern, die kaudal einen ziemlich spitzen Winkel mit dem Sternum bilden. Dieses Sehnenblatt läuft über (d. h. liegt ventral zum) das kräftige Sehnenblatt des *M. rectus abdominis*. Die beiden Sehnenblätter sind medial miteinander verschmolzen, sind aber voneinander zu unterscheiden u. a. auf Grund ihrer verschiedenen Faserrichtung.

Der *M. sterno-costalis* deckt gemeinsam mit dem Sehnenblatt vom *M. rectus abd.* das meiste vom ventro-medialen Teil des 1. Intercostalraumes und verbirgt den größten Teil des innerhalb liegenden *M. intercostalis internus*; der obere Rand des

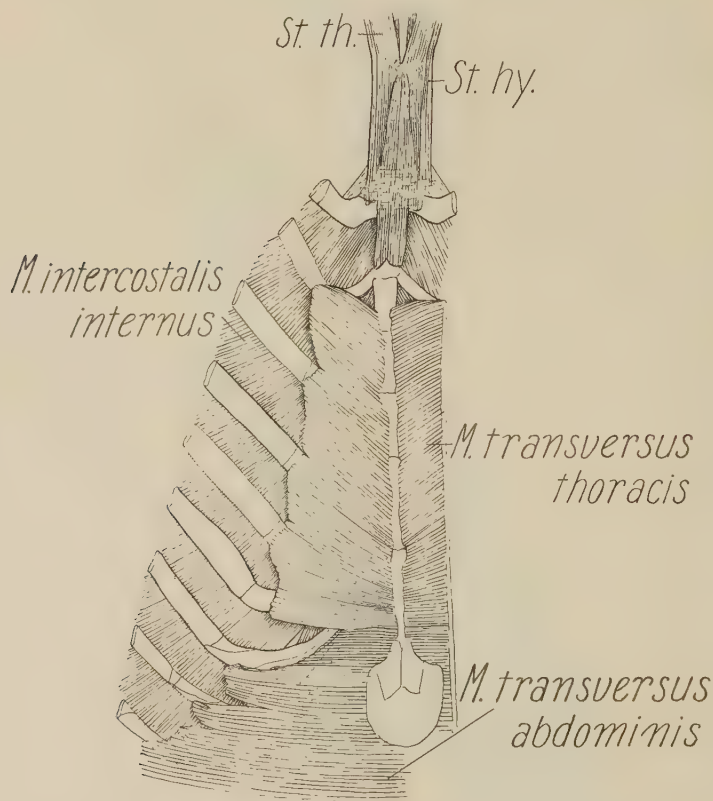


Abb. 7. Kaninchen. Die ventrale Thoracalwand, von der Innenseite gesehen, zeigt den gleichmäßigen Übergang zwischen *M. transversus thoracis* und *M. transversus abdominis*; *st. th.* = *M. sterno-thyreoides*, *st. hy.* = *M. sterno-hyoideus*.

Muskels schiebt sich ein wenig über den ventralen Rand des *M. intercostalis externus* hinüber. In Fällen wo der *M. obliquus abdominis externus* auch an der 2. Rippe mit einem Zipfel entspringt, bildet er mit dem *M. sterno-costalis* scheinbar eine zusammenhängende Muskelplatte. Von einer wirklichen Verwachsung ist jedoch nicht die Rede, die Möglichkeit aber, daß der *M. sterno-costalis* nur ein zurückgebliebener, kranialer Rest eines ursprünglich ausgebreiteteren *M. obliq. abd. ext.* ist, läßt sich nach dieser Beobachtung nicht von der Hand weisen. Durch A. Forsters vortreffliche Untersuchung (1915) über dieses und andere Probleme ist man denn auch seit langem zu einem endgültigen Ergebnis gekommen. Forster beweist in seiner Arbeit, daß der *M. sterno-costalis* ein Derivat des *M. obliquus abd. externus* ist. Er wird vom 1. Thoracalnerven innerviert, und findet sich vornehmlich bei Formen mit schmalem, zusammengedrücktem Brustkasten vor.

Nach meinen Beobachtungen innerhalb mehrerer anderer Gebiete über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Muskeltopographie muß das Vorkommen des *M. sterno-costalis* beim Kaninchen auf folgende Weise erklärt werden. Der primitive *M. obliquus abdominis externus* hat sich ganz bis zur 1. Rippe ausgedehnt. Der Druck vom Brustkasten, der Glieder-muskulatur und dem *M. rectus abd.* haben den *M. obliq. abd. ext.* vom Feld um die 2. Rippe verdrängt, so daß ein Zwischenraum entstand zwischen dem vorderen, kleineren Teil, *M. sterno-costalis* genannt, und dem hinteren, größeren Teil, dem *M. obliq. abd. ext.* Bei Formen mit einem sehr breiten Brustkasten ist auch der *M. sterno-costalis* verschwunden und der *M. obliq. abd. ext.* noch weiter nach hinten gedrängt worden.

M. serratus dorsalis (Abb. 5, 6 und 8)

Der *M. serratus dorsalis* (Abb. 5 und 6) besteht aus zwei Muskeln, dem *M. serratus dorsalis cranialis* und dem *M. serratus dorsalis caudalis*, die in ihrer Insertion an der 8. Rippe zusammenstoßen. Hier läßt sich die Grenze zwischen ihnen durch die etwas verschiedene Faserrichtung erkennen. Im übrigen scheinen sie eng miteinander verbunden zu sein und auf den ersten Blick nur einen einzigen Muskel zu bilden.

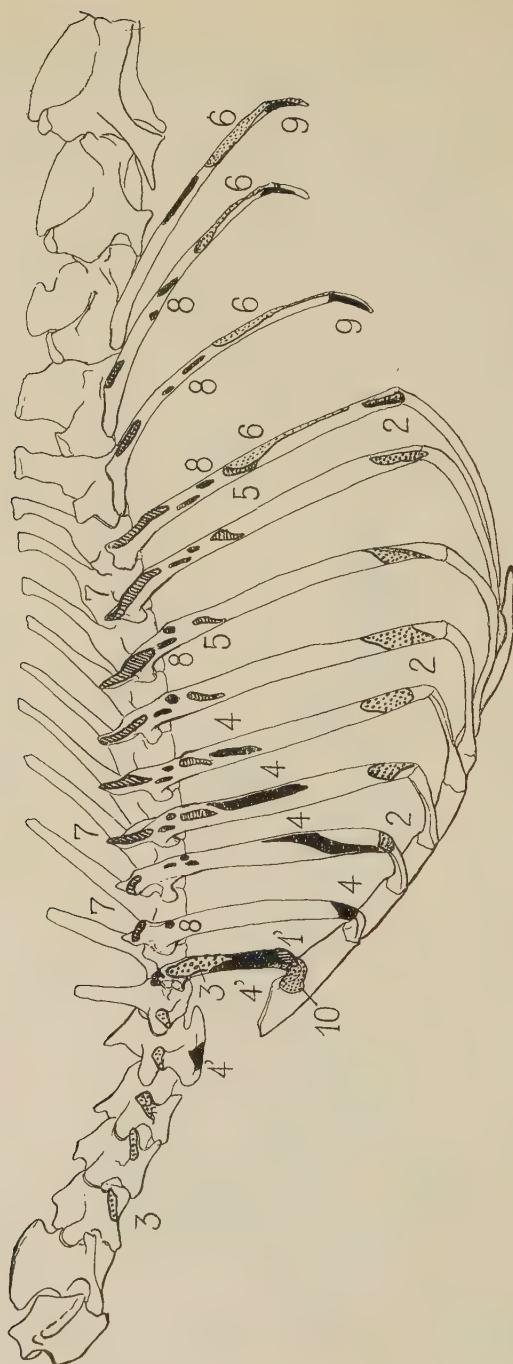


Abb. 8. Skelett und Wirbelsäule des Kaninchens mit eingezeichneten Muskelursprüngen und Insertionen. Insertion (Ursprung) des: 1') *M. sterno-costalis* (gestrichelt), 2) *M. serratus ventralis thoracis* (getüpfelt), 3) *M. serratus ventralis cervicis* (getüpfelt), 4) *M. scalenus medius* (schwarz), 4') *M. scalenus anticus* (schwarz), 5) *M. serratus dorsalis cranialis* (gestrichelt), 6) *M. ilio-costalis* (schwarz), 7) *Longissimus dorsi* (gestrichelt), 8) *Longissimus dorsi* (schwarz), 9) *M. latissimus dorsi* (schwarz), 10) *M. pectoralis minor profundus* (getüpfelt).

Die beiden Muskeln bilden an der Seite des Brustkastens lateral zum proximalen Teil der Rippen einen langen Gürtel. Vorne läuft ein langer schmaler Zipfel von Muskelfasern in medio-kranialer Richtung. Die Fasern des *M. serratus dorsalis* setzen sich in der *Fascie dorsalis*, einer Fascie von großer Ausdehnung über die Dorsalseite bis zur Medianlinie fort.

Die Muskelfasern laufen im *M. serratus dorsalis cranialis* in ventro-caudaler Richtung, sind also absteigend, drehen aber hinten etwas mehr in dorso-ventraler Richtung; diese Drehung wird von den Fasern des *M. serratus dorsalis caudalis* fortgesetzt; doch entsteht ein kleiner Bruch in der Richtungslinie ihrer Fasern, beim Übergang von einem Muskel zum andern. Diese Verschiebung in der Faserrichtung hängt mit der Herkunft der Muskel zusammen, indem der *M. serratus dorsalis cranialis* von den *Mm. intercostales externi*, der *M. serratus dorsalis caudalis* von den *Mm. intercostales interni* abgeleitet ist.

Ursprung: Das Sehnenblatt entspringt auf dem kaudalen $\frac{2}{3}$ des *ligamentum nuchae*, auf dem *Processus spinosi* sämtlicher Thoracalwirbel, sowie den 2—3 vordersten Dornfortsätzen der Lendenwirbel. Der kaudale liegende Teil der Fascie ist mit der *Fascia lumbodorsalis* verschmolzen.

Der *M. serratus dorsalis cranialis* (Derivat der *Mm. intercostales externi*) bildet die kraniale Hälfte der Muskelplatte. Er inseriert mit 7 Zipfel an der 3.—9. Rippe. Diese Insertionen liegen gerade ventral zu den Insertionen der *Iliocostalis*; der 1. Zipfel ist zart und befestigt sich an der 3. Rippe, und die Insertion berührt hier die *Iliocostalis*anheftung. Die übrigen 6 Zipfel befestigen sich etwas mehr distal an den Rippen, so daß ein geringer, aber deutlicher Abstand zwischen diesen Befestigungen und den *Iliocostalis*befestigungen entsteht. Bei anderen untersuchten Individuen sind verschiedene Variationen gefunden worden: 6 Zipfel an 4.—9. Rippe, 6 Zipfel an 3.—8. Rippe. Die Insertionen sind in der Form gewöhnlich dorsal am breitesten, ventral zugespitzt. Die ventralen Muskelfasern der einzelnen Zipfel gehen nämlich in ein kurzes und dünnes Sehnenblatt über.

Die Fasern des *M. serratus dorsalis cranialis* laufen, wie oben erwähnt, in ventro-kaudaler Richtung, und zwar gehen die vorderen Fasern mehr in kaudaler, die hinteren mehr in ventraler Richtung. Die ersteren, d. h. die Fasern an dem 1., 2. und 3. Zipfel

(ab und zu 4.) sind lang, indem sie schon von der Fascie in einem Abstand von etwa 1 cm vom Lig. nuchae ausgehen. Im übrigen Teil ist der Muskelgürtel schmaler und die Fascie breiter.

M. serratus dorsalis caudalis (Derivat der Mm. intercostales interni) bildet scheinbar eine topographische Fortsetzung des *M. serratus dorsalis cranialis*. Er ist etwas kräftiger und dicker und die vier Zipfel, mittels welcher er sich an der 9.—12. Rippe befestigt, sind etwas breiter als es bei diesem der Fall war. Während sich der *M. serratus dorsalis cranialis* nur auf der 3.—9. Rippe befestigt, befestigt sich der *M. serratus dorsalis caudalis* mit 4 Zipfeln an der 9.—12. Rippe. Die Fasern des Muskels sind im großen Ganzen mehr transversal (oder dorso-ventral) in ihrem Verlauf, hinten sogar etwas aufsteigend. In den einzelnen Zipfeln sind die Fasern schwach fächerförmig, oder vielmehr schwach konvergierend nach der Anheftung hin.

Sämtliche Fasern entspringen von der Innenseite des kaudalen Teiles der Fascia dorsalis, die sich in kaudaler Richtung fortsetzt und erst ein Stück hinter den Rippen mit der Fascia lumbo-dorsalis zusammenschmilzt. Die Fascia dorsalis setzt sich in ventraler Richtung auf der Außenseite des Muskels fort, geht weiter hinab über die hier liegenden Mm. intercostales externi und etwas auf den *M. obliquus externus abdominis* ein. In der Fascie laufen die Sehnenfasern ständig in ventro-kaudaler Richtung, haben also eine von den Muskelfasern abweichende Richtung. Die vier Zipfel inserieren auf dem distalen $\frac{1}{3}$ der vier letzten Rippen. Das Insertionsfeld ist auf der 9. Rippe am längsten, auf der 12. Rippe am kürzesten; auf der 9. und 10. Rippe reicht es nicht auf den Rippenknorpel hinein, auf der 11. rückt es ein kleines Stück auf den Knorpel ein und auf der 12. Rippe erreicht das Feld die Spitze des Knorpels. Die hier erwähnten Felder sind breit auf der Höhe der Spalte in den Mm. intercostales externi, hingegen schmal im ventralen Teil. Während die Fasern des *M. serratus dorsalis cranialis* in den Zipfeln dieselbe Richtung haben wie im *M. intercostalis externus*, indem sie teilweise auf ihm liegen und eine Fortsetzung von ihm zu bilden scheinen, laufen die Fasern im *M. serratus dorsalis caudalis* nahezu quer zu den Fasern im *M. intercostalis externus*, die Zipfel liegen unter demselben und befestigen sich an den Rippen. Der hinterste Zipfel unterlagert den dorsalen Zipfel des *M. obliquus externus abdominis* (Abb. 5); hier liegt dieser Zipfel auf der gleichen Ebene

mit dem *M. obliquus internus abdominis*, von diesem nur durch eine sehr schmale Spalte getrennt; auch die Faserrichtung ist die gleiche bei beiden, und dieselbe wie im dorsalen Teil des *M. intercostalis internus*. Es sind Verhältnisse, die den phylogenetischen Zusammenhang zwischen den drei Muskeln andeuten.

M. serratus ventralis (Abb. 4—6, 8)

Während der *M. serratus ventralis* beim Menschen ausschließlich von den Rippen ausgeht und einteilig ist, ist er beim Kaninchen in zwei Muskeln geteilt; der kaudale der beiden entspringt von den Rippen, der kraniale von einigen der Querzapfen der Halswirbel oder richtiger von den mit den Querzapfen verschmolzenen Rippenrudimenten. Beim Kaninchen werden diese beiden Muskeln vom VI.—VIII. Cervicalnerven innerviert. Der *M. serratus ventralis thoracalis* muß als Derivat der *Mm. intercostales externi* aufgefaßt werden. Der *M. serratus ventralis cervicalis* dürfte vermutlich von gleicher Abstammung sein, d. h. daß er ein Derivat des vorderen Teiles einer ursprünglichen Muskulatur der Körperwand sein muß. Die Abgabe dieses Derivates muß auf einer frühen phylogenetischen Entwicklungsstufe gleichzeitig mit einer Reduktion der Halsrippen stattgefunden haben, und diese Reduktion muß also die Ursache gewesen sein, für die abweichenden topographischen Verhältnisse bei den hinteren und vorderen Teilen der Muskelplatte. Die beiden Muskeln inserieren gemeinsam dorsal an der Innenseite des Scapula. Sie lassen sich zunächst der Insertion schwer voneinander trennen.

Der *M. serratus ventralis cervicis* entspringt mit 6 Zipfeln auf den Querzapfen der 5 hintersten Halswirbel und proximal auf der 1. Rippe (Abb. 4, 5 und 8). Am Ursprung ist zwischen sämtlichen Zipfeln eine Spalte, die zwischen den beiden letzten am breitesten ist. Die Muskelfasern verlaufen dorso-kaudal gegen die Anheftung auf der Scapula. Die hintersten Zipfel werden vom *M. scalenus medius* überlagert (Abb. 6). Die Insertion erstreckt sich oft etwas über das knorpelige, distale Ende der Scapula und nimmt das vorderste $\frac{2}{3}$ ihres dorso-medialen Randfeldes ein.

Der *M. serratus ventralis thoracis* entspringt mit 7 Zipfeln auf der 3.—9. Rippe. In einigen Fällen mit 6 Zipfeln auf der 4.—9.

Rippe oder auf der 3.—8. Rippe; letzteres kommt recht häufig vor. Die Ursprungsfelder liegen distal auf den Rippen, dicht an die Rippenknorpel heran. Die Zipfel treten zwischen jene des *M. obliquus abdominis externus* ein. Dieser letztere inseriert gewöhnlich mit je einem Zipfel auf den zehn letzten Rippen (Abb. 6), und mit Ausnahme der wenigen Fälle, wo dieser Muskel mit noch einem Zipfel von der 2. Rippe ausgeht (Abb. 10), liegt der 1. Zipfel des *M. serratus ventralis thoracis* vor dem 1. Zipfel des *M. obliquus abdominis externus*. Die Muskelfasern im *M. serratus ventr. thor.* verlaufen gleichmäßig konvergierend in dorso-kranialer Richtung gegen die Insertion dorsal auf der Innenseite der Scapula. Das Insertionsfeld liegt am dorso-kranialen Ende der Scapula und erstreckt sich auf den Scapulärknorpel hinein. Es kommt nicht besonders häufig vor, daß der *M. serratus ventralis* zweiteilig ist. Beim Hund entspringt der Muskel ungeteilt vom Querzapfen des 3. Halswirbels bis zur 7. (8.) Rippe. Bei anderen unserer Haustiere ist der Muskel ebenfalls ungeteilt.

Hier soll mit Rücksicht auf die Muskeltopographie des Brustkastens erwähnt werden, daß der *M. latissimus dorsi* (Abb. 6) in Fortsetzung des *M. serratus ventralis thoracis* mit seinen drei Zipfeln die Räume zwischen den hinteren Zipfeln des *M. obliquus abd. externus* ausfüllt. Der *M. latissimus dorsi* gehört jedoch nicht zur Thoracalmuskulatur, sondern ist von Herkunft ein primärer Gliedmuskel. Auch der *M. rectus abdominis* (Abb. 5 und 6), der sich am 1. Rippenknorpel anheftet, hat einen Anteil an der Muskeltopographie des Brustkastens. Beim Kaninchen mit seinem zusammengedrückten Brustkasten reicht der *M. rectus abdominis* ganz bis zum 1. Rippenknorpel vor, bei Formen mit breitem Brustkasten wird er bedeutend weiter nach hinten gedrängt.

Mm. scaleni

Die Scalenen liegen lateral in der kaudalen Halsregion und der kranialen Thoracalregion, und sie liegen lateral zum *M. serratus ventralis cervicis* und medial zum *M. serratus ventralis thoracis*. Sie entspringen auf den Querzapfen der hinteren Halswirbel und befestigen sich auf den 5 vorderen Rippen (Abb. 6 und 8).

M. scalenus medius (Krause, W. und Gerhard, U)

Syn.: Portion A des Scalenus (Forster, A) (Abb. 6, 8—11)

Ursprung: Querzapfen des 4.—6. Halswirbels.

Anheftung: 2.—5. Rippe.

Der *M. scalenus medius* liegt auf der Seite des Halses und dem vorderen Teil des Brustkastens und kommt zum Vorschein, wenn das Vorderglied und seine Muskulatur entfernt werden (Abb 6). Sein cervikaler Teil deckt das ventrale Ende der 3—4 hintersten Zipfel des *M. serratus ventralis cervicis*, hingegen wird sein thora-

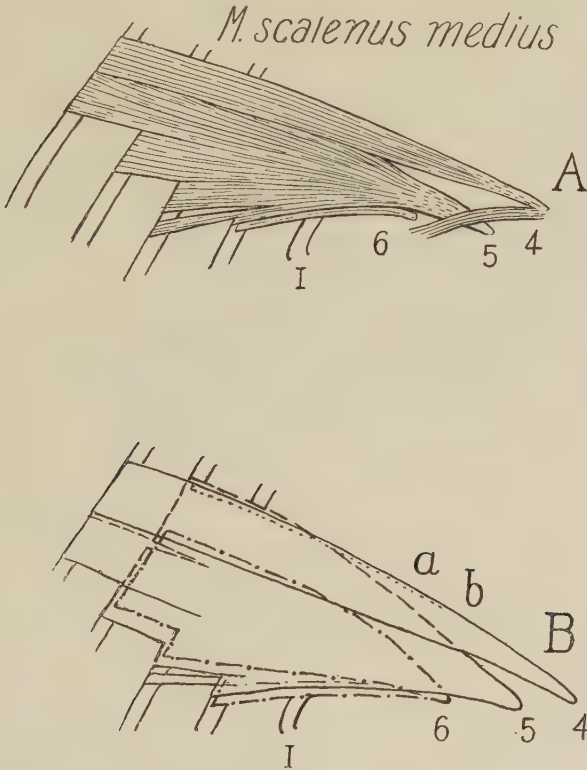


Abb. 9. Kaninchen, rechte Seite. *M. scalenus medius*. A zeigt das Oberflächenbild. 4, 5 und 6 = der Ursprung an den Querzapfen des 4., 5. und 6. Halswirbels. I = 1. Rippe. B zeigt die Schichten des Muskels in punktierten Linien. a, b und c die äußeren, mittleren bzw. inneren Schichten des Muskels.

caler Teil, d. h. jener Teil, der sich an der 3.—5. Rippe anheftet, vom kranialen Teil des *M. serratus ventralis thoracis* überlagert. Ein Teil seiner ventralen Kante steht durch eine Bindegewebe- haut mit dem *M. sterno-costalis* in Verbindung; eine ähnliche Verbindung besteht mit dem angrenzenden Teil des *M. rectus abdominis*.

Der *M. scalenus medius* ist ein langer, flacher und fächerförmiger Muskel, dessen Fäden in kranio-kaudaler Richtung stark

divergieren, und der kaudal eine Andeutung von Teilung in 4 Portionen zeigt auf Grund von 4 Insertionen an den Rippen. Diese Insertionen sind so gelegen, daß sie kaudal allmählich höher auf den Rippen hinaufschreiten, wodurch dieser Rand des Muskels an eine Treppe erinnert (Abb. 9 A).

Hinsichtlich Ursprung und Anheftung verhält es sich so, daß die Muskelfasern, die vom kranialen Ursprung kommen, dorsal und am weitesten hinten inserieren, und die Fasern, die vom kaudalen Ursprung stammen, ventral und ganz vorne inserieren. In Wirklichkeit gehen von den drei Ursprüngen drei mehr oder minder ineinanderverschmolzene Muskelplatten aus, deren genauere Begrenzung eben infolge der Verschmelzung sich nicht genau festlegen läßt (Abb. 9 B). Die dorsale Muskelplatte liegt lateral zur (und teilweise auf) der mittleren, die wieder lateral zur ventralen Platte liegt.

Der kraniale Ursprung und der mittlere Ursprung liegen auf der kaudalen Spitze des costalen Teiles (Tuberculum costale) des Processus transversus vom 4. bzw. 5. Halswirbel. Der kaudale Ursprung befindet sich auf dem 6. Halswirbel und ebenfalls auf dem costalen Teil desselben Proc. trans., hier aber auf einem zugespitzten, lateralen Vorsprung auf der Mitte des Processus. Alle drei Platten, mit der mittleren als der kräftigsten, entspringen mit deutlichen, etwas abgeflachten Sehnen (Abb. 11).

Etwas mehr als die Hälfte des Muskels geht an die 4. und 5. Rippe, das übrige hauptsächlich an die 3. Rippe; nur ein kleiner Teil inseriert an der 2. Rippe. Die Anheftung an der 4. und 5. Rippe stößt in der Regel dorsal mit der Anheftung des 2. und 3. Zipfels des *M. serratus dorsalis cervicalis* zusammen und dabei ist erstere Anheftung meist doppelt so lang wie letztere. Die Anheftung auf der 3. Rippe liegt auf der ventralen Hälfte des letzteren und berührt mit einer abwärtsgerichteten Spitze den Ursprung des 1. Zipfels vom *M. serratus ventralis thoracis*. Die Anheftung auf der 2. Rippe ist klein und liegt auf dem Übergang zwischen dem knöchigen und knorpeligen Teil der Rippe.

Ein einziger Fall gibt folgende Verhältnisse für den *M. scalenus medius* (Abb. 9). Die dorsale (laterale) Platte (vom 4. Halswirbel) ist ziemlich schmal und inseriert teils an der 5. Rippe am dorsalen Teil des Insertionsfeldes, teils, und zwar mit einem kleinen, versteckten Faserbündel, an der 4. Rippe im selben Teil des Insertionsfeldes. Die mittlere Platte (vom 5. Halswirbel) nimmt 1) mit

ihrem dorsalen Teil (von der dorsalen Platte verborgen) den dorsalen Teil des Insertionsfeldes auf der 4. Rippe, 2) mit ihrem mittleren Teil den ventralen Teil des Insertionsfeldes auf der 5. Rippe, 3) mit ihrem ventralen Teil den ventralen Teil des Insertionsfeldes auf der 4., 3. und 2. Rippe ein. Die ventrale, mediale Platte (vom 6. Halswirbel) geht, fast ganz verborgen von der mittleren Platte, mit ihrem dorsalen Teil an die 4. Rippe und mit ihrem ventralen Teil an die 3. und 2. Rippe.

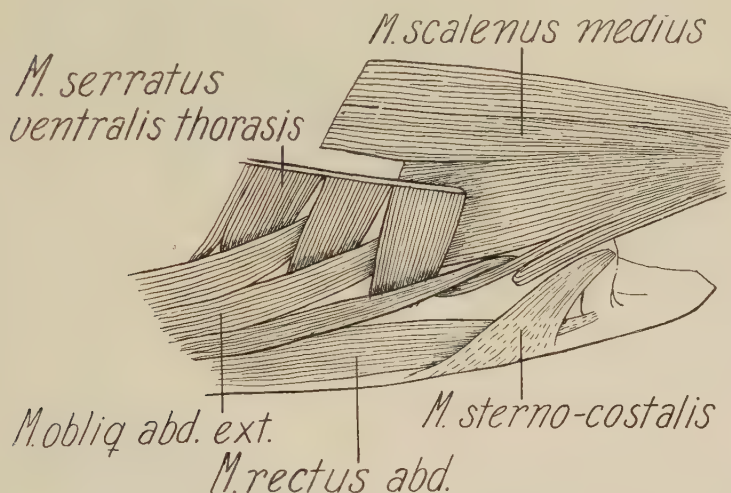


Abb. 10. Kaninchen, rechte Seite. Zeigt den *M. scalenus medius*, sowie den extraordinären Zipfel des *M. obliquus abd. ext.*, der von der 2. Rippe ausgeht.

Schematisch aufgestellt also:

Die dorsale (laterale) Muskelplatte geht vom 4. Halswirbel und (hauptsächlich) an die 5. Rippe.

Die mittlere Muskelplatte geht vom 5. Halswirbel an die 4., 5., 4., 3.¹⁾ und 2. Rippe.

Die ventrale (mediale) Muskelplatte geht vom 6. Halswirbel an die 4., 3. und 2. Rippe.

A. Forster beschreibt (in Text und Abbildung) eine Variante, wo ein dorsales Faserbündel vom *M. longus atlantis*, Krause (= der kraniale Teil der *Mm. intertransversi dorsales longi*,

¹ Diese Portion an der 3. Rippe wird vom kranialen Zipfel des *M. obliquus abd. ext.* von der 2. Rippe durchbrochen. Dieser Zipfel findet sich übrigens nur auf der rechten Seite dieses Exemplares vor (Kaninchen U, Abb. 10).

Forster) sich dem dorsalen Rand des *M. scalenus medius* (Forster: Scalen A) anschließt, über den Brustkasten hinein als Teil des Scalen weiterläuft und auf der 6. Rippe inseriert. Forster betrachtet übrigens diese Verbindung zwischen den beiden Muskeln als ein sekundäres Phänomen. Diese Variante hat sich in meinem Material nicht ergeben.

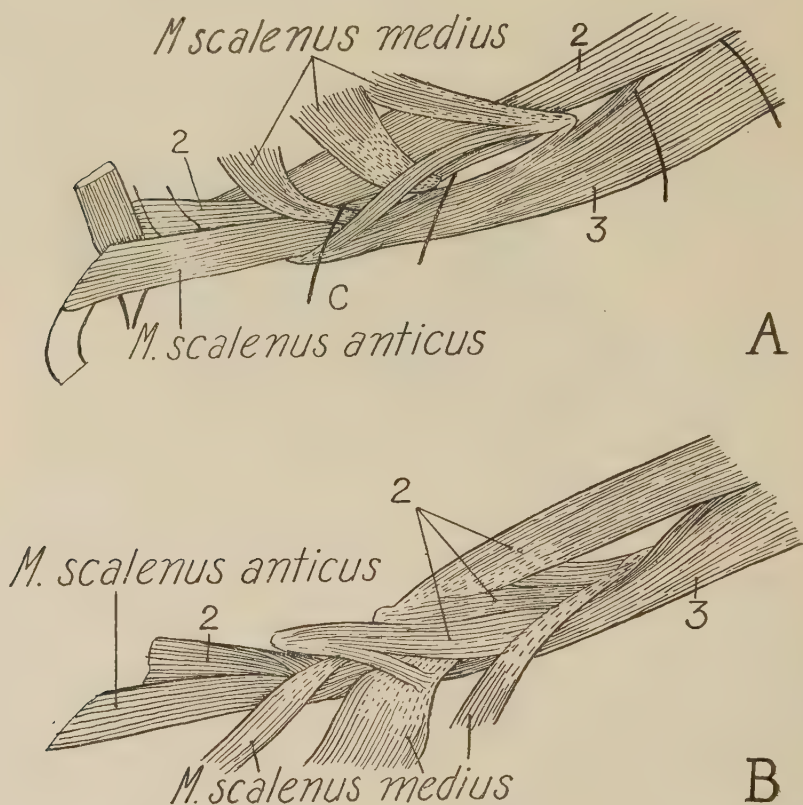


Abb. 11. Kaninchen U, rechte Seite. A = die Mm. scaleni zeigend; B = der *M. scalenus medius* ist zur Seite gebogen, so daß die Intertransversarii dorsales longi (2) in ihrer ganzen Ausdehnung zu sehen sind. 3 = *M. rectus capitis anticus major* (Krause). C = der Cervicalnerv.

M. scalenus anticus

Syn.: Der kaudale Teil des *M. scalenus anticus*, Krause.

Scalen A', Forster (Abb. 5, 8, 11).

Ursprung: 1. Am Proc. transversus des 6. Halswirbels auf einem dreieckigen Feld ventral zum Ursprung der ventro-medialen Portion des *M. scalenus medius*, Krause; 2. ferner auf glei-

cher Höhe mit einigen Fasern von dem Sehnenblatt am angrenzenden, medialen Teil des *M. scalenus posticus*, Krause (Forster: der kaudale Teil der *Intertransversarii dorsales longi*).

Schließlich entspringen ventro-lateral einige Fasern vom Sehnenblatt am kaudalen, anstoßenden Teil des *M. rectus capitis anticus major s. longus capitis*, Krause, und *M. longus colli*, Krause.

Anheftung: Die laterale-kraniale Fläche der 1. Rippe.

Der Ursprung des *M. scalenus anticus* dringt also etwas auf die Sehnenplatten der angrenzenden Muskel hinein. Die Insertionsverhältnisse sind einfacher, insofern er auf der latero-kranialen Fläche der 1. Rippe inseriert zwischen dem Ursprung des *M. sterno-costalis* und dem Ursprung des kaudalen Zipfels des *M. serratus ventralis cervicis*; diese Insertion nimmt also den größten Teil der distalen Hälfte des knöchernen Teiles der 1. Rippe ein.

Der *M. scalenus anticus* ist ein ziemlich kräftiger Muskel, der im Querschnitt fast dreieckig erscheint. Lateral wird er teilweise vom ventralen Teil des *M. scalenus med.* überlagert und er kommt also zwischen diesem und dem *M. longus colli* zu liegen.

Obgleich die epaxonalische Muskulatur in dieser Arbeit nicht berührt wird, will ich doch als Stütze für die oben angedeutete Auffassung folgendes von meinen Untersuchungen über Krauses *M. longus atlantis* und *M. scalenus posticus* mitteilen.

Der *M. longus atlantis*, Krause ist identisch mit dem kranialen Teil der *Mm. intertransversarii dorsales longi*, Forster. Er entspringt — in großen Zügen genommen — am Tuberculum vertebrale auf dem 4.—6. Halswirbel, sowie auf der entsprechenden Stelle des Querzapfens des 3. Halswirbels. Von diesen Ursprüngen gehen Muskelfasern an die kaudale Kante des Proc. transversus am Atlas, und von jedem der drei hintersten Ursprungsfelder gehen ferner noch Muskelfasern an den Querzapfen des 3. Halswirbels, und diese inserieren hinter dem Ursprung der von diesem Wirbel an den Atlas gehenden Muskelfasern (Abb. 12).

Im einzelnen liegen die Verhältnisse folgendermaßen: Auf dem 6. Halswirbel entspringt eine kräftige, abgeflachte Sehne, die man ungefähr bis zur Mitte der Muskelmasse verfolgen kann. Auf dem 5. Halswirbel entspringt eine runde Sehne, die sich etwas

weiter vorne im Muskel erkennen läßt, und auf dem 4. Halswirbel entspringt ebenfalls eine rundliche Sehne, die bis ins vorderste Viertel des Muskels hinausreicht. Vom 3. Halswirbel geht die kürzeste und zarteste Sehne aus. Diese vier Sehnen sind

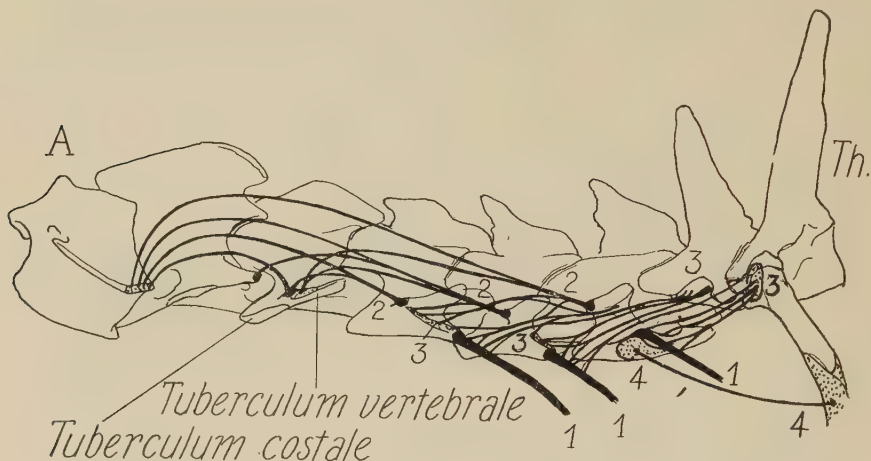


Abb. 12. Die Halswirbel und 1. Thoracalwirbel beim Kaninchen. Schema über den Faserverlauf in den Intertransversarii dorsales longi. A = Atlas; Th = 1. Thoracalwirbel. 1 = Sehnen des M. scalenus medius; 2 = die Ursprungssehnen des vorderen Teiles der Intertransversarii dorsales longi (M. longus atlantis, Krause); 3 = der kaudale Teil desselben Muskels (M. scalenus posticus, Krause); 4 = Ursprung und Insertion des M. scalenus anticus.

nur von der Medialseite zu sehen und sie verschwinden zum Teil in der Muskelmasse.

Der *M. scalenus posticus*, Krause, ist der kaudale Teil der Mm. intertransversarii dorsales longi, Forster. Die Fasern dieses Teiles sind bedeutend kürzer als im kranialen Teil (Abb. 13).

Der *M. scalenus posticus* kann in mehrere, am natürlichsten in drei, jedoch nur teilweise getrennte Portionen gegliedert werden. Der Muskel variiert etwas, ohne daß dies aber das typische Bild verändert. Kaninchen U zeigte folgendes auf:

Die kraniale Portion entspringt teils von den zwei kaudalen Ursprungssehnen (5. und 6. Halswirbel) des *M. longus atlantis*, Krause, teils von dem vertebralen Vorsprung des Proc. transversus am 6. und 7. Halswirbel gerade ventral zum 4. und 5. Zipfel des *M. serratus ventralis cervicis*.

Ein Teil dieser Fasern inseriert teils am costalen Teil des Proc. transversus vom 4. Halswirbel zwischen dem Ursprung des *M. longus atlantis* und der kranialen Portion des *M. scalenus medius*,

teils, und zwar vornehmlich, auf der ganzen medialen Seite der Ursprungssehne dieser Scalenportion. Auf dem 5. Halswirbel befestigen sich die übrigen Fasern teils an der Sehne der mittleren Scalenportion, teils kaudal am angrenzenden, costalen Teil des Proc. transversus.

Die mittlere Portion entspringt vom 7. Halswirbel an der ventro-lateralen Kante auf dem vertebralen Vorsprung des Proc. transversus, sowie oft auch am Proc. transversus des 1. Tho-

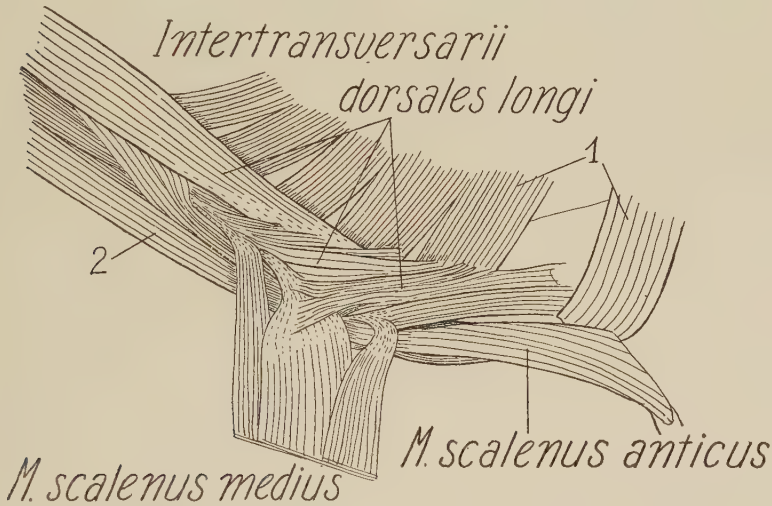


Abb. 13. Kaninchen, die linke Seite der Halsregion. Der M. scalenus medius ist zur Seite gebogen, so daß die Intertransversarii dorsales longi in ihrer ganzen Ausdehnung sichtbar werden. 1 = M. serratus ventralis cervicis; 2 = M. rectus capitis anticus major.

racalwirbels dorso-medial zur kaudalen Portion. Diese Fasern inserieren teils an der Sehne der mittleren Scalenportion, teils am angrenzenden, vertebralen Teil des Processus transversus.

Die kaudale Portion entspringt an der Berührungsstelle zwischen Proc. trans. des 1. Thoracalwirbels und dem Tuberculum costa auf der 1. Rippe und befestigt sich mit einer flachen Sehne teils auf der Sehne des M. scalenus medius, nämlich seiner kaudalen Portion, teils auf dem 6. Halswirbel an der scharfen, hinablaufenden, kaudalen Kante hinter dem Ursprung der ersteren Scalenportion. Hin und wieder findet man noch ein kleineres, oberflächlich, dorsal-lateral liegendes Bündel, das distal vom Proc. trans. des 1. Thoracalwirbels ausgeht und sich an der Sehne der mittleren Portion des M. scalenus medius befestigt.

Medial zur kaudalen Portion liegt ein kleiner, kräftiger Muskel (*M. levator costae primus*, Forster), der zwischen 7. Halswirbel und dem Proc. transversus des 1. Halswirbels ausgespannt ist. Er ist mit der kaudalen Portion verschmolzen und die beiden Muskeln können nur auf Grund ihrer verschiedenen Insertion getrennt werden.

Die kraniale und mittlere Portion gehen ohne Grenze ineinander über und oft findet man auch einen gleichmäßigen Übergang zwischen der mittleren und der kaudalen Portion und immer zwischen letzterer und dem *M. levator costae primus*. Betrachtet man den *M. scalenus posticus* unter einem, so läßt sich prinzipiell folgendes betreffs Ursprung und Insertion feststellen.

Die Muskelfasern entspringen distal vom vertebrealen Teil des Proc. transversus am (5.), 6. und 7. Halswirbel, sowie am Tuberculum costae an der Rippe und dem angrenzenden Teil des thoracalen Proc. trans.; sie gehen vom jeweiligen Ursprung in ventrokranialer Richtung an den costalen Teil des Proc. transversus, d. h. auf den einen oder die zwei vor ihm liegenden Halswirbel.

Die von Krause als *M. longus atlantis* und *M. scalenus posticus* bezeichneten Muskeln, werden von Forster *Intertransversarii dorsales longi* genannt, und er führt sie mit Recht auf den *Ileo-costalis* zurück. Diese Annahme wird gestützt durch den Verlauf der Cervicalnerven zwischen diesen Muskeln und den Scalen und ventralen Halsmuskeln (Abb. 11). Außerdem liegen die beiden Muskeln dorsal zum Tuberculum vertebrale und Foramen transversarium. Im Gegensatz dazu müssen die beiden hier beschriebenen Scalen, der *M. scalenus medius* und der *M. scalenus anticus*, zur hypaxonalen Muskulatur gerechnet werden, genauer bestimmt zur Intercostalmuskulatur. Hierfür spricht ihr Verhältnis zum Verlauf der Cervicalnerven und ihre Verknüpfung mit den Rippen oder Rippenrudimenten.

Zusammenfassung

Es wird eine kurze, aber detaillierte Darstellung von der Topographie der Intercostalmuskulatur und ihrem Zusammenhang mit den dahinterliegenden Bauchmuskeln gegeben. Die Intercostalmuskulatur und ihre Derivate werden teils auf phylogenetischer Grundlage, teils mit Hinblick auf die Topographie: Form, Ursprung, Anheftung besprochen. Ferner wird Forsters Angabe von der Einreihung der Scalen unter die Intercostalmuskulatur

bestätigt und in diesem Zusammenhang das Ergebnis einer Untersuchung über Intertransversarii dorsales longi (= Krauses *M. longus atlantis* und *M. scalenus posticus*) gegeben. Im Anschluß daran werden ganz kurz jene Muskeln behandelt, die in irgendeiner Weise mit der Topographie der Thoracalmuskulatur zusammenhängen.

Schrifttum

Ellenberger, W. und Baum, H.: Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891. — Dieselben: Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin 1932. — Forster, A.: Beitrag zur Morphologie des Scalenussystems und des *M. sternocostalis*. Z. Morph. u. Anthropol. **19** (1915). — Gerhard, U.: Das Kaninchen. Leipzig 1909. — Howell, A. B.: The Anatomy of the Wood Rat. Monogr. Amer. Soc. Mammal. **1** (1926). — Krause, W.: Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht. Leipzig 1884. — Meinertz, Thydsen: Der Pectoraliskomplex beim Kaninchen (Manuskript). — Ders.: Das Rectussystem beim Kaninchen. Morph. Jahrb. Bd. 96, 1955.

Eine Untersuchung über die Pectoralismuskeln beim Kaninchen

von

Thydsen Meinertz

Mit 6 Abbildungen im Text

Eingegangen am 6. November 1954

Die Pectoralismuskeln werden unter die Mm. branchiales ventrales eingeordnet. Sie sind bei vielen Formen in mehrere ganz oder teilweise getrennte Portionen differenziert. Von ursprünglichen, selbständigen Muskeln des Pectoraliskomplexes wird der M. pectoralis minor gewöhnlich zu den sekundären Extremitätsmuskeln gerechnet, während die übrigen Portionen primäre oder autochthone Muskeln sind. Hinsichtlich der Homologisierung der einzelnen Muskelportionen bei den verschiedenen Tiergruppen herrscht übrigens eine gewisse Unsicherheit. Dies hängt bis zu einem gewissen Grad damit zusammen, daß man die Pectoralismuskeln bei der topographischen Beschreibung oft recht summarisch behandelt hat, und daher Vergleiche im Detail nicht durchzuführen sind. Eine Ausnahme bildet Field & Tailors Arbeit über die Katze. Ungeachtet des ungewöhnlich knappen Textes gibt diese Arbeit eine brauchbare Grundlage für Vergleiche ab. In unserm Institut ist eine (bisher unveröffentlichte) Untersuchung über das Pectoralissystem der Ratte vorgenommen worden, das sich, wie beim Kaninchen natürlich in mehrere Muskeln und Muskelportionen aufteilen läßt.

Die summarische Behandlung in der vorliegenden Literatur ist indessen für diese Veröffentlichung unwesentlich, da wir mit derselben nur den Zweck verfolgen, eine durchgreifende Darstellung der topographischen Verhältnisse beim Kaninchen zu geben als Beitrag zur Kenntnis eines so wichtigen Versuchstieres.

Mm. pectorales (Abb. 1—6)

Betrachtet man die Pectoralismuskeln von der Ventralseite unter einem (Abb. 1), so zeigen sie sich, da die Grenzen zwischen ihnen nicht besonders scharf oder hervortretend sind, als eine einheitliche, aber kräftige Muskelplatte, die zwischen Sternum und dem proximalen Teil des Oberarmes ausgespannt liegt. Die Muskelfasern konvergieren sehr stark unter ihrem Verlauf vom Ursprung zur Anheftung, und gleichzeitig findet eine Drehung statt, die sich fast über die ganze distale Hälfte der Platte erstreckt. Diese Torsion kommt dadurch zustande, daß sich der kaudale Teil der Muskelplatte dicht an die Seite des Brustkastens anlegt und gegen die Armhöhle zu unter den vorderen, distalen Teil der Platte einschwingt. Der Eindruck dieser Drehung wird noch durch den *M. pectoralis superficialis s. tenuis*, einen ventro-kranial liegenden Muskel, verstärkt, der einen latero-kaudalen Faserverlauf hat.

Die *Mm. pectorales* bestehen aus einem Komplex von größeren oder kleineren Muskeln, von welchen folgende in das Oberflächenbild der Ventralseite eingehen:

1. *M. pectoralis superficialis s. tenuis*,
2. *M. pectoralis major*,
3. *M. pectoralis minor* (kranio-lateral, Abb. 2 u. 3).

Die beiden ersteren decken:

4. *M. pectoralis quartus*,
5. *M. pectoralis minor* (kaudal und proximal),

und *M. pectoralis minor* deckt:

5. *M. pectoralis minor profundus* (Abb. 3).

Als Derivat des Pectoraliskomplexes erscheint:

6. *M. cutaneus maximus*.

M. pectoralis superficialis s. tenuis (Abb. 1, 4 und 5)

Ursprung: Ventral am kranialen Ende des *Manubrium sterni*, von dessen vorderer Kante er sich nach hinten bis zum Ursprung des *Sphincter colli profundus pars auris* erstreckt. Er liegt lateral zum Ursprung des *M. sternomastoideus* und an diesen heran (3 in Abb. 4).

Anheftung: Mit einem langen, schmalen Insertionsfeld an der kranialen Fläche des Humerus, gemeinsam mit dem *M. deltoideus* und einem Teil des *M. pectoralis major* (1 in Abb. 5).

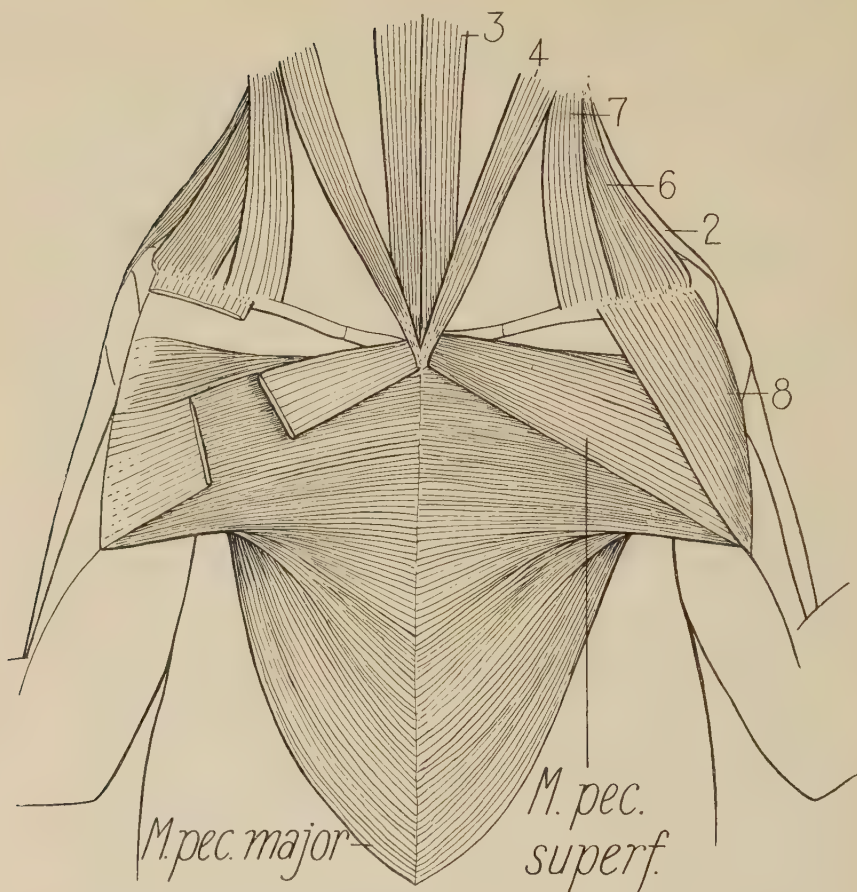


Abb. 1. Kaninchen U. Die Pectoralmuskulatur. Der M. pectoralis superficialis gefenster, um die Richtung der Muskelfasern im innerhalb liegenden Teil des M. pectoralis major zu zeigen. 2 = M. levator scapulae, major; 3 = M. sterno-hyoideus; 4 = M. sterno-mastoideus; 6 = M. basio-humeralis; 7 = M. cleido-mastoideus; 8 = M. deltoideus

Der M. pectoralis superficialis liegt ventral zum kranialen Teil des M. pectoralis major. Er ist ein langer, flacher und ziemlich schmaler Muskel, dessen Fasern auf die Anheftung zu gleichmäßig divergieren. Als solcher hat der Muskel einen transversalen, schwach kaudalen Verlauf. Der proximale Teil der Vorderkante liegt auf der gleichen Höhe mit dem entsprechenden Teil der Vorderkante des M. pectoralis major. Hier wie im laterokranialen Eck ist der Muskel ziemlich fest mit dem M. pectoralis major verknüpft, und eine muskuläre Verbindung zwischen den beiden Muskeln kommt recht häufig vor, besonders in der Nähe des Ur-

sprungs. Die Muskelplatte kann mehrfach von ungleicher Dicke sein. In der Regel ist sie im proximalen Teil ziemlich kräftig; hingegen ist sie in dem Teil, der vom M. deltoideus verdeckt wird, beinahe immer dünn, was vermutlich einer von diesem Muskel ausgehenden Druckwirkung zuzuschreiben ist. Ähnliche Verhältnisse treten bei anderen, plattenförmigen Muskeln, die einem Druck ausgesetzt sind, in Erscheinung. Der größte Teil jener unter dem M. deltoideus liegenden Portion geht in eine dünne Faszie über, die mit dem darunter liegenden Teil des M. pectoralis major verschmilzt, und schließlich vereinigt sich diese Faszie mit der dem M. deltoideus angehörenden Faszie (vgl. unter M. pectoralis major). Der kraniale, kleinere Teil des M. pectoralis superficialis befestigt sich mit seinen Fasern direkt am Humerus. Die fleischige Anheftung beginnt an der Spina humeri und erstreckt sich ein Stückchen auf das Feld zwischen Crista spiralis und Crista tuberculi majoris ein.

Die einzelnen Faserbündel sind in einer ganz bestimmten Weise angeordnet; sie sind oval im Querschnitt und nach der Längsachse des Körpers schräg gestellt, und zwar so, daß jedes Bündel mit seiner kranialen Kante den kaudalen Rand des vorliegenden Bündels deckt (Abb. 6). Diese Anordnung kann, wenn man den Muskel in der Richtung von hinten nach vorne herauspräpariert, bewirken, daß die einzelnen Bündel nur ungern ihre Verbindung mit dem M. pectoralis major lösen; man bekommt dann in einem solchen Fall den Eindruck, daß der M. pectoralis superficialis nur ein in kaudaler Richtung umgebogener, kranialer Teil des M. pectoralis major ist; möglicherweise verhält es sich auch so, andererseits kann es sich ganz einfach um eine Verschiebung der Muskelfasern im vorderen Teil einer ursprünglichen Muskelplatte handeln.

M. pectoralis major (Abb. 1, 2, 4 und 5)

Ursprung: Der beiderseitige Muskel entspringt median am Manubrium sterni und Corpus sterni in deren ganzer Länge, sowie auf einem jeweilig kürzeren oder längeren Stück des Processus xiphoideus. Nur auf dem kranialen Teil des Manubrium sterni weichen die beiden Muskeln etwas voneinander, indem sie hier die Ursprünge des M. Sphincter colli profundus p. auris, des M. sterno-mastoideus und des M. pectoralis superficialis umfassen (4 in Abb. 4).

Anheftung: Mit einem langen, schmalen Insertionsfeld auf der kranialen Fläche des Humerus (2 in Abb. 5), zusammen mit dem *M. cutaneus maximus* auf der inneren Seite (5 in Abb. 5), und dem *M. pectoralis sup.* und dem *M. deltoideus* (1 und 4 in Abb. 5) auf der äußeren Seite. Die Anheftung beginnt am *Tuberculum minus* und endet ungefähr 1 cm über der *Fossa supratrochlearis anterior* (vgl. weiter unten).

Der *M. pectoralis major* deckt den größten Teil der ventro-lateralen Fläche des Brustkastens. Vorne wird er, mit Ausnahme der vorderen, lateralen Ecke, vom *M. pec. superficialis s. tenuis* verdeckt. In dem Dreieck, das vom kranialen Rand des Muskels, der *Clavicula* und einem Teil des medialen Randes des *M. deltoideus* begrenzt wird, kommt ein kleines Feld des *M. pectoralis major* zum Vorschein (Abb. 1). Es fällt natürlich, den *M. pectoralis major* in zwei Teile zu sondern, doch muß dabei betont werden, daß eine solche Teilung nur bei einzelnen Variationen eine morphologische Berechtigung hat und da nur, wo es sich um den distalen Teil handelt. Dann wäre die vordere Portion als *Pars anterior*, die hintere Portion als *Pars posterior* zu bezeichnen. Diese beiden Portionen gehen zumeist gleichmäßig ineinander über; daß man überhaupt von zwei Portionen sprechen kann, liegt darin, daß der hintere Abschnitt in seinem Verlauf zur Insertion am Oberarm sich um etwa 180° dreht und auf die Dorsalseite des distalen Endes des vorderen Abschnittes einschwingt.

Die *Pars anterior* entspringt am *Manubrium sterni* und *Corpus sterni* gerade vom kranialen Ende des ersteren bis an den 4. Rippenknorpel heran; von hier aus verläuft die Muskelplatte in transversaler Richtung bis zur Insertion am Humerus. Die Fasern konvergieren ganz schwach in der proximalen Hälfte; sie divergieren etwas im distalen Teil oder näher bestimmt von der Umschlagfalte zwischen der *Pars posterior* und der *Pars anterior*. Das hintere, schmale Feld der Platte nimmt distal eine Drehung um 180° auf die dorsale Seite der Platte zu vor; die Platte ist hier auf einem kleinen Feld zweischichtig und die beiden Lagen sind ziemlich fest zusammengeklebt (Abb. 2).

Die *Pars posterior* entspringt auf dem kaudalen Teil des *Corpus sterni* und auf einem jeweilig größeren oder kleineren Teil des *Processus xiphoideus*. Es gab Exemplare, bei welchen der Ursprung nur bis zur Mitte des knöchernen Teiles des *Processus* und

andere, wo derselbe bis ganz zur Mitte seines knorpeligen Teiles reichte. Die Pars posterior ist nach hinten am kräftigsten; sie bildet eine kontinuierliche Fortsetzung der Pars anterior. Sie verläuft, am Brustkasten dicht anliegend, in kranio-

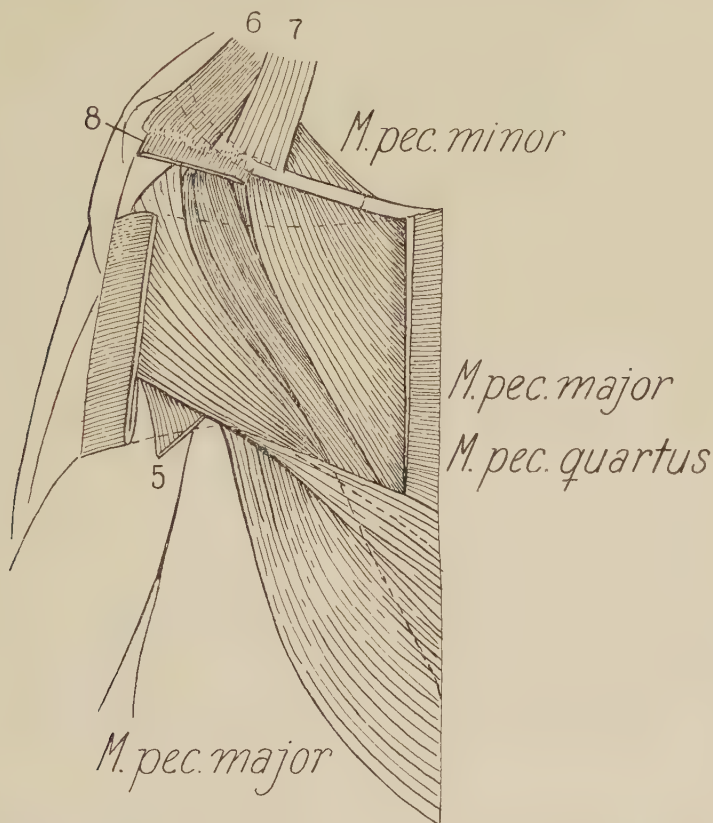


Abb. 2. Kaninchen U. Die Pectoralismuskulatur. Der M. pectoralis superficialis ist entfernt; der M. pectoralis major ist gefenstert um seine Faltung zu zeigen; durch das Fenster gewahrt man die tiefen Portionen des M. pectoralis. 5 = M. cutaneous maximus; 6 = M. basiohumeralis; 7 = M. cleidomastoideus; 8 = M. deltoideus

lateralen Richtung auf die Dorsalseite des distalen Teiles der anterioren Portion, indem sie vom Ursprung bis zur Insertion eine Drehung von 180° vornimmt, wodurch die ursprünglich kaudale Kante zur kranialen wird und umgekehrt, und es hat ferner zur Folge, daß die ventrale Seite der Platte zur dorsalen wird. Damit ergibt sich auch, daß die im Ursprung kaudalen Fasern sich proxi-

mal, die kranialen distal am Oberarm befestigen (Abb. 2, und 2 in Abb. 5).

Betrachtet man die beiden Portionen unter einem, so zeigt sich, daß der latero-kaudale Teil des *M. pectoralis major* eine Drehung um 180° vornimmt, so daß die Platte gegen die Anheftung zu zweischichtig wird. Ab und zu findet man zwischen den beiden Portionen eine kleine, distal gelegene Spalte; diese von einer dünnen Bindegewebsschicht ausgefüllte Spalte ist ganz einfach dadurch entstanden, daß die Muskelfasern, die an dieser Stelle sehr schütter liegen, an einer bestimmten Stelle voneinander gewichen sind und dadurch bei ihrem Übergang ins Sehnenblatt des Muskels ein Abstand von wenigen Millimetern zwischen ihnen zustande kam. Im allgemeinen gibt es keine Spalte, sondern nur ein dünnes Feld mit einer gleichmäßig schütterten Faserverteilung. Die Dicke der Muskelplatte ist sehr ungleichartig. So ist die Pars anterior mit Ausnahme der dünnen, kranio-lateralen Ecke in ihrer ganzen Ausdehnung gleich kräftig, während die Übergangszone zwischen den beiden Portionen hin und wieder aus einer sehr dünnen Schicht von Muskelfasern besteht, und die posteriore Portion am kräftigsten am vorderen Teil der Anheftung ist. Im proximalen Teil der Platte zeigen die einzelnen Faserbündel dieselbe Anordnung wie im *M. pectoralis sup. s. tenuis* (Abb. 6); im distalen Teil haben sie eine Drehung von zumindest 45° vorgenommen, so daß ihre freie Kante nach hinten zu liegen kommt (Abb. 6). Die Torsion ist hier in derselben Richtung erfolgt wie diejenige in der Pars posterior; im distalen Teil der Pars anterior ist die Torsion oft so gering, daß die Bündel sich nicht gegenseitig zu decken vermögen.

Der Teil des *M. cutaneus maximus*, der am Humerus befestigt ist (5 in Abb. 5), liegt dicht an die Dorsalseite der posterioren Portion des *M. pectoralis major* heran (5 in Abb. 2); ehe er am Humerus inseriert, bildet er eine dünne Sehnenplatte, welche im distalen Teil der Insertion mit der gemeinsamen Sehnenplatte des *M. pectorales major* und *M. deltoideus* vereint ist. Die Sehnenplatte läßt sich auch an den proximalen Teil der Anheftung verfolgen, aber hier ist sie mit den Muskelfasern des *M. pectoralis major p. post.* verschmolzen.

Was die eigentliche Anheftung betrifft (Abb. 5), machen sich folgende Verhältnisse geltend: der kaudale Teil der beiden, nahe der Insertion leicht zusammengeklebten Portionen des *M. pecto-*

ralis major geht in eine gemeinsame Sehnenplatte über, welcher sich auch der *M. pectoralis superior s. tenius* (oder dessen Sehnenblatt) zugesellt. Diese Sehnenplatte verschmilzt wieder mit der Sehnenplatte des *M. deltoideus* und die dadurch gebildete, gemeinsame Sehnenplatte inseriert an jenem Teil des Humerus, der sich von der Spitze der beiden zusammenlaufenden *Cristae humeri* bis ungefähr 1 cm oberhalb der *Fossa supratrochlearis anterior* erstreckt. Die Insertion bildet einen schwachen Bogen gegen die Lateralseite des Humerus. Ab und zu erstreckt sich die Sehnenanheftung ein kleines Stück auf die *Spina humeri* hinein, die von den beiden zusammenlaufenden *Cristae humeri* gebildet wird. Der proximale Teil der Insertion ist fleischig. Nur hier auf dem scharfen Kamm ist die Insertion der beiden Portionen des *M. pec. major* eine gemeinsame; proximal zum Kamm weichen sie etwas voneinander, so daß die Insertion der anterioren Portion ein Stück auf das Feld zwischen den beiden *Cristae* fortsetzt; die Insertion der posterioren Portion der medialen *Crista tuberculi minoris* an das *Tuberculum minus*, schwingt dann in einem fast rechten Winkel über die *Bicepssehne* hinüber und auf das *Tuberculum minus* ein. Hier kann sie von verschiedener Breite und Ausdehnung sein.

M. pectoralis quartus (Abb. 2, 3, 4 und 5)

Ursprung: Am *Corpus sterni* und eng am Ursprung des *M. pectoralis major p. post.* Er erstreckt sich gewöhnlich von der Mitte des 3. Gliederstückes des *Corpus sterni* bis zur Basis des *Processus xiphoideus*, wobei er etwas auf diese Basis einschreitet, indem er zugleich etwa $\frac{1}{2}$ cm lange Verzweigungen auf die drei (5., 6. und 7.) anstoßenden Rippenknorpel aussendet (5 in Abb. 4).

Anheftung: Am *Tuberculum minus*, gerade proximal zur Anheftung des *M. pectoralis major p. post.* und an dem anliegenden Teil der Gliederkapsel, sowie auf der inneren Fläche (oder der Kante) des hier liegenden Teiles des *M. supraspinatus*, oder vielmehr einer ihm angehörenden Fascie.

Der *M. pectoralis quartus* ist ein ziemlich schmaler, aber kräftiger Muskel, der vom Ursprung bis zur Insertion in latero-kranialer Richtung verläuft (Abb. 3). Auch diese Muskelplatte ist, wie die des *M. pectoralis p. post.*, einer Torsion um 180° unterworfen. Da die Insertion so hoch am Vorderglied gelegen ist, verläuft der

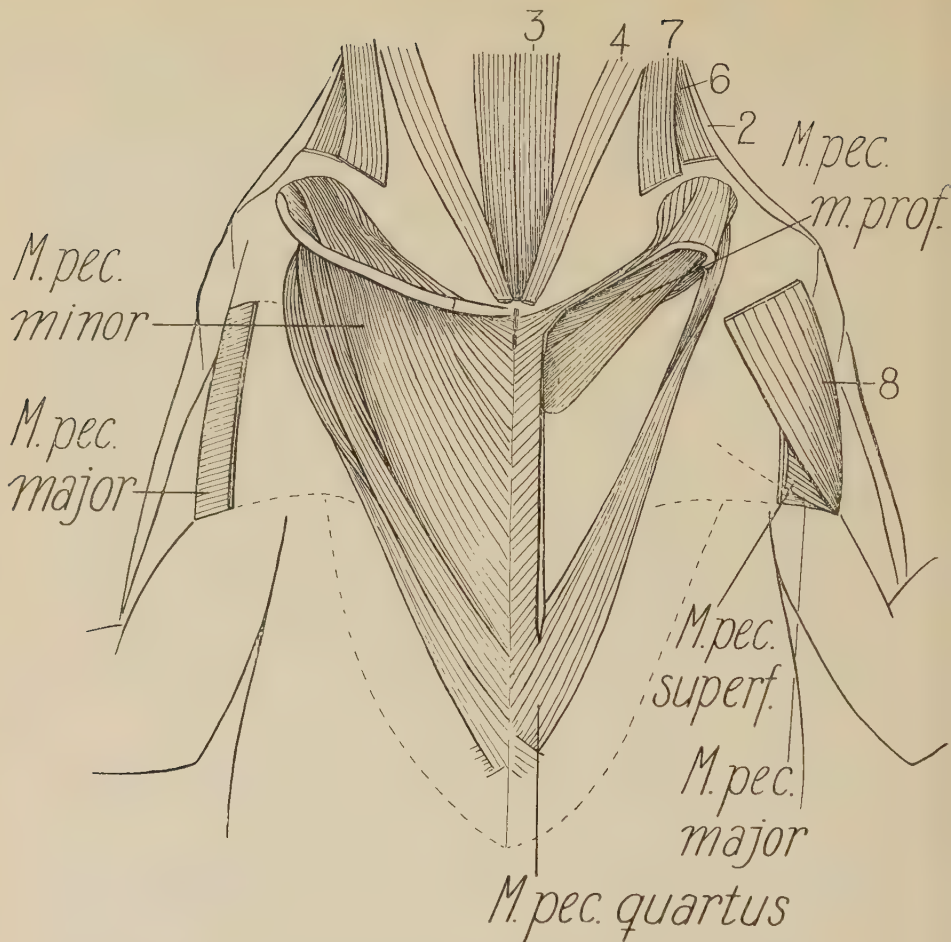


Abb. 3. Kaninchen U. Die Pectoralismuskulatur. Der M. pectoralis major ist beiderseitig entfernt; auf der linken Seite ist der M. pectoralis minor gefensternt um seine Faltung, sowie den M. pectoralis minor profundus zu zeigen. 2 = M. levator scapulae major; 3 = M. sterno-hyoideus; 4 = M. sterno-mastoideus; 6 = M. basiohumeralis; 7 = M. cleido-mastoideus; 8 = M. deltoideus

distale Teil des Muskels auf dem letzten Stück seines Weges ähnlich dem anliegenden Teil der posterioren Portion des M. pectoralis major, nämlich entlang dem Humerus. Proximal deckt der vordere Rand des Muskels den kaudalen Rand des M. pectoralis minor; auch das umgekehrte kann der Fall sein, aber seltener (Abb. 3, linke Seite) Infolge der Drehung des Muskels liegen die Verhältnisse im distalen Teil anders; hier wird nämlich sein kranialer Rand vom M. pectoralis minor überlagert. Dasselbe macht sich geltend, wenn man den M. pectoralis quartus und den M. pecto-

ralis major p. post. zueinander betrachtet. Die einzelnen Bündeln von Muskelfasern verhalten sich ganz wie in der posterioren Portion des M. pectoralis major (Abb. 6); der kraniale Rand der Bündel liegt also in der proximalen Hälfte frei und im distalen Teil verdeckt. Dieser Muskel bildet einen gleichmäßigen Übergang zum posterioren Teil des M. pectoralis major einerseits, und zum M. pectoralis minor andererseits. Im proximalen Teil sind diese beiden Muskel so innig miteinander verbunden, daß sie nur bei einer sehr sorgfältigen Operation zu trennen sind. Oft gehen Faserbündel von einem Muskel zum andern. Nur distal, in der Nähe der Clavicula, treten kleine, natürliche Spalten zwischen ihnen auf. Der M. pectoralis quartus ist der wenigst stabile unter den Pectoralismuskeln; er kann mitunter in zwei Teile aufgespalten sein (Abb. 3, rechte Seite), wobei dann der hintere Teil oft eng mit dem M. pectoralis major, der vordere mit dem M. pectoralis minor verbunden ist. Der letztere Teil hat dann die typische Insertion, ersterer inseriert dann am Tuberculum minus, nahe der Insertion des M. pectoralis major. Von anderen Variationen wäre zu erwähnen, daß das eine Ende der Insertion am Tuberculum minus mitunter die Insertion des M. pectoralis major p. post. berührt; in anderen Fällen ist die ganze Insertion auf die Gliederkapsel und den M. supraspinatus hineingerückt. Ebenso können Variationen im Ursprung auf den Rippenknorpeln vorkommen, insofern der Ursprung entweder auf der ventro-kranialen Kante des Knorpels liegen, oder indem er sich über ihre ventrale Fläche ausbreiten kann, und schließlich reicht der Ursprung mitunter nicht über den 6. Rippenknorpel hinaus (linke Seite, Abb. 4).

M. pectoralis minor (Abb. 2, 3, 4 und 5)

Ursprung: Der M. pectoralis minor entspringt am Manubrium sterni und Corpus sterni, lateral zum Ursprung des M. pectoralis major. Er reicht vom kranialen Ende des Manubrium bis zur Vorderkante des 5. Rippenknorpels, ab und zu nur bis zur Mitte der 3. Sternebra (6 in Abb. 4).

Anheftung: Sie bildet eine Fortsetzung der Anheftung des M. pectoralis minor profundus und umfaßt den größten Teil der anterioren, scharfen Kante der Spina scapula, sowie den ganzen Teil des dorsalen Randes der Scapula, der vor der Spina liegt.

Der *M. pectoralis minor* ist eine ziemlich kräftige und einigermaßen gleichmäßige Muskelplatte mit einem ganz charakteristischen Verlauf (Abb. 3). Der Muskel läuft vom Sternum unter die Clavicula und das Ligamentum sternoclaviculare ein und nimmt

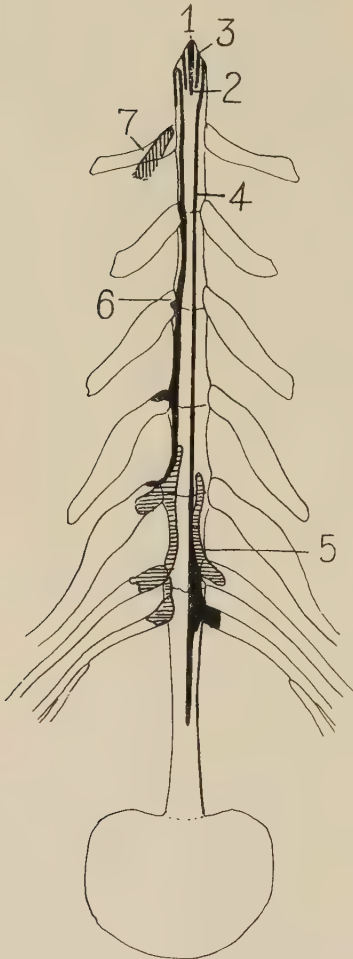


Abb. 4

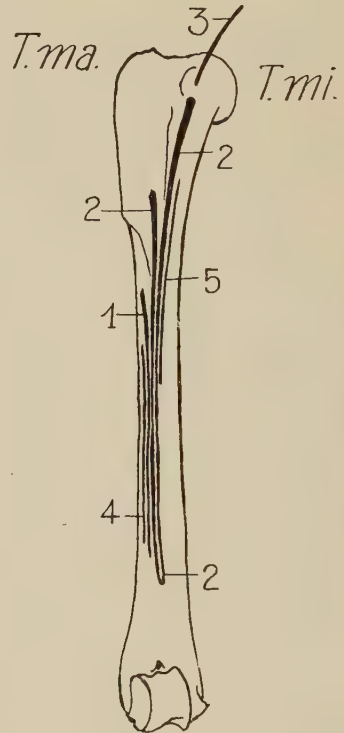


Abb. 5

Abb. 4. Sternum und Rippenknorpel bei Kaninchen U, die Muskelursprünge der *Mm. pectorales* zeigend. 1 = *M. sterno-mastoideus*; 2 = *Sphincter colli profundus p. auris*; 3 = *M. pectoralis superficialis*; 4 = *M. pectoralis major*; 5 = *M. pect. quartus*; 6 = *M. pect. minor*; 7 = *M. pect. minor profundus*

Abb. 5. Der rechte Humerus beim Kaninchen von vorne gesehen. Die Insertionen der *Mm. pectorales* sind angegeben. Insertion des: 1) *M. pectoralis superficialis*, 2) *M. pectoralis major*, 3) *M. pect. quartus*, 4) *M. deltoideus*, 5) *M. cutaneus maximus*

in seinem weiteren Verlauf eine Torsion vor, entgegengesetzt jener, wie wir sie bei den früher besprochenen Pectoralismuskeln gefunden haben. Gleichzeitig mit dieser Drehung schwingt der Muskel in dorsaler Richtung und, auf dem *M. supraspinatus* ruhend, um die kraniale Kante der Scapula auf die laterale Seite dieses Muskels hinein. Hier finden die Muskelfasern — mit Ausnahme der dorsalen — ihre Fortsetzung in einem dünneren, aber kräftigen Sehnenblatt, das sich nach einem kurzen Verlauf mit der *Fascia supraspinata* vereint und mit ihr zusammen auf der, bereits erwähnten, scharfen Kante der *Spina scapula* inseriert. Die dorsalen Fasern aber inserieren direkt auf dem kranialen Teil der dorsalen Kante der Scapula als Fortsetzung der Sehnenanheftung.

Der Ursprung des *M. pectoralis minor* liegt im kaudalen Teil dicht an den Ursprung des *M. pectoralis major* heran; am *Manubrium sterni*, wo verhältnismäßig mehr Raum ist, treten die beiden Ursprünge etwas voneinander; nur selten entspringen Fasern von den distalen Enden der Rippenknorpel und dann namentlich vom 4. Rippenknorpel. Der Vorderrand des *M. pectoralis minor* bildet, indem er sich etwa $\frac{1}{2}$ cm auf seine Dorsalseite umlegt, eine Falte (linke Seite, Abb. 3; Abb. 6), womit er also zweischichtig wird, was auch am Ursprung am *Manubrium* ersichtlich ist (6 in Abb. 4). Durch diese Falte im Verein mit der Drehung kommt eine „Tasche“ zustande, durch welche der *M. pectoralis minor profundus* hindurchläuft (Abb. 3, linke Seite). Letzterer scheint übrigens an seinem Ursprung eine kaudale Fortsetzung dieser Umschlagfalte zu bilden.

Das ventrale Bild der Muskelfasern, also jener Teil der Fasern, der kaudal zum Clavicularbogen gelegen ist, zeigt eine ziemlich ausgeprägte Konvergenz, die wohl zum Teil der Torsion zuzuschreiben ist. Die kranialen Fasern haben nämlich in ihrem proximalen Verlauf eine beiläufig transversale Richtung, machen aber, je weiter hinten der Ursprung liegt, eine desto stärkere Drehung in kranialer Richtung. Indem die Fasern unter dem Clavicularbogen durchlaufen, kann es vorkommen, daß sich die oberflächlichen derselben an ihm anheften, was jedoch zu den Ausnahmen gehört; hingegen gibt es längs des Clavicularbogens zu beiden Seiten einen schmalen Gürtel aus strammen, gewöhnlich fetthaltigem Bindegewebe, das Muskel und Bogen fest miteinander verbindet. Hinsichtlich Form und Anordnung der einzelnen Bün-

del von Muskelfasern, liegen die Verhältnisse wie bei den vorhergehenden Muskeln, das heißt, daß auch eine umgekehrte Anordnung vorkommen kann (Abb. 6).

M. pectoralis minor profundus (Abb. 3, 4 und 6)

Ursprung: Auf dem distalen Teil des 1. Rippenknorpels, sowie oft auf dem anliegenden Teil der Intercostalmuskulatur zwischen 1. und 2. Rippenknorpel (Abb. 4).

Anheftung: An der Spina scapulae und Acromion in ventraler Fortsetzung der Insertion des *M. pectoralis minor*.

Der *M. pectoralis minor profundus* ist ein kleiner, schlanker, jedoch ziemlich kräftiger Muskel, der an seinem Ursprung etwa 7—9 mm breit und etwas schmaler in seinem weiteren Verlauf ist. Schräg nach vorne, unter dem (dorsal zum) lateralen Teil der Clavicula verlaufend, passiert er die vorhin erwähnte „Tasche“ des *M. pectoralis minor*, um nahe seiner Insertion mit dem lateralen Rand dieses Muskels zu verschmelzen. Zunächst der Verschmelzung gehen die Fasern des *M. pectoralis minor profundus* in ein für beide gemeinsames Sehnenblatt über, das sich an der anterioren, scharfen Kante der Spina scapulae befestigt. Die übrigen Fasern des *M. pectoralis minor profundus* konvergieren etwas und befestigen sich direkt an dem beiläufig medial gerichteten Vorsprung des Acromion. Das Sehnenblatt geht übrigens, abgesehen von dieser Unterbrechung bis ganz an die Spitze des Acromion fort und steht auf diesem Feld mit der Clavicula, dem kaudalen Teil des lateralen Randes des *M. basiohumeralis*, dem kranialen Teil des lateralen Randes des *M. deltoideus*, sowie dem Vorderrand des *M. delto-acromialis* in Verbindung.

Gleich dem *M. pectoralis minor* verläuft der *M. pectoralis minor prof.* vom Körper zum Schulterblatt. Es fällt daher natürlich diese beiden Muskeln als sekundäre Extremitätenmuskeln aufzufassen.

M. cutaneus maximus (Abb. 2 und 5)

Dieser über den ganzen Körper ausgebreitete Hautmuskel muß als ein Derivat der Pectoralismuskulatur betrachtet werden. Über der Lendenregion ist er innig mit der Haut verbunden. Auf der Ventralseite ist er vorwiegend mit der Medianlinie verknüpft. Ein Teil dieses Muskels befestigt sich gemeinsam mit dem *M. pectoralis major* am Oberarm (Abb. 2 und 5 in Abb. 5). Eine eingehende,

topographische Beschreibung dieses Muskels wird hier unterlassen, indem auf meine frühere Arbeit über die Hautmuskulatur beim Kaninchen (1935) verwiesen wird.

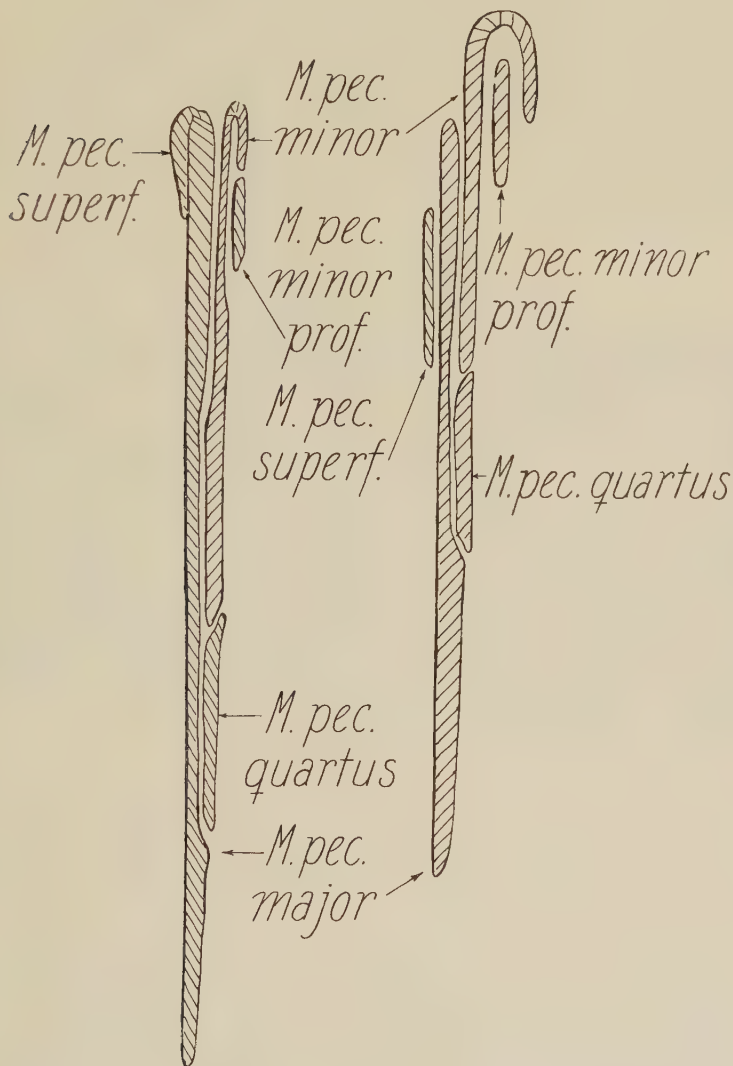


Abb. 6. Der dorso-ventrale Längsschnitt durch die Pectoralismuskulatur auf der linken Seite bei Kaninchen U. Der Schnitt zeigt die Faltung sowie die gegenseitige Stellung der Muskelportionen. Medialer Schnitt links, lateraler rechts.

Zusammenfassung

An der Hand von Text und Abbildungen wird eine eingehende Darstellung des Pectoraliskomplexes gegeben, wobei besonderer Wert auf die Feststellung der Ursprünge und Insertionen der einzelnen Muskeln gelegt wurde. Ferner wird nachgewiesen, daß man den Grund für die besonderen topographischen Verhältnisse, wie sie sich hier ergeben, in einer Torsion von bis zu 180° der Muskelplatte zu suchen hat, die im distalen Teil derselben vor sich geht.

Literaturverzeichnis

Ellenberger, W. und Baum, H.: Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891. — Field, H. E. und Taylor, M. E.: An Atlas of Cat Anatomy. Univ. Chicago Press, 1950 — Gerhard, U.: Das Kaninchen. Leipzig 1909. — Green, E. G.: Anatomy of the Rat. Trans. Amer. Philosoph. Soc. Philadelphia New Series, Vol 27, 1935. — Howell, A. B.: The Anatomy of the Wood Rat. Monogr. Amer. Soc. Mammal. 1 (1926) — Julitz, Curt: Osteologie und Myologie der Extremitäten und des Wickelschwanzes vom Wickelbären, *Ceropleptes caudivolvulus*, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen an das Baumleben. Berlin 1909 — Krause, W.: Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht. Leipzig 1884 — Meinertz, Thydsen: Die Hautmuskulatur der Säugetiere. Untersuchungen über die Hautmuskulatur der Säugetiere mit besonderer Rücksicht auf das superfixielle Fazialisgebiet. II. Das Kaninchen. Morph. Jahrbuch 75 (1935).

Die Zungenmuskulatur beim Kaninchen

Von

Thydsen Meinertz

Mit 3 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 25. Mai 1955)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	491
Die Stylo-glossus-Gruppe	492
Der M. styloglossus	492
Der M. styloglossus minor	494
Der M. stylopharyngeus	495
Der M. hyoglossus	496
Der M. genioglossus	497
Der M. stylohyoideus	497
Zusammenfassung	499
Literatur	499

Einleitung

Die Muskulatur, von welcher der eigentliche Zungenapparat aufgebaut ist, wird vom N. hypoglossus innerviert, und kommt in dieser Abhandlung zur näheren Besprechung. Andere Hypoglossusmuskeln, wie der M. sternohyoideus und der M. sternothyreoideus et thyreohyoideus, spielen bei der Bewegung der Zunge eine Rolle, u. a. dadurch, daß sie das Zungenbein fixieren; das gleiche gilt vom M. geniohyoideus, der den eigentlichen Zungenboden bildet, sie werden aber hier nicht behandelt, da sie bereits eingehend in einer anderen Arbeit über das Rectus-system beim Kaninchen beschrieben worden sind (Meinertz 1954).

Ferner gehören hierher noch der M. digastricus und der M. mylohyoideus, beides Trigemini-muskeln, sowie der M. stylohyoideus, ein kleiner Facialismuskel. Auch diese Muskeln sind nicht

ohne Wichtigkeit für die Zunge als Bewegungsapparat; sie werden aber gleich den oben angeführten Hypoglossusmuskeln hier übergangen, da ich mich bereits in einer früheren Arbeit (1944) mit ihnen eingehend befaßt habe; hingegen kommt der *M. stylohyoideus* zur Besprechung.

Die Stylo-glossus-Gruppe

Diese Muskelgruppe ist in topographischer Hinsicht als eine Einheit zu betrachten. Sie läßt sich in drei Muskeln, den *M. styloglossus*, den *stylohyoideus minor* und den *M. stylopharyngeus* aufteilen, könnte aber mit demselben Recht auch in vier Muskeln gegliedert werden (vgl. die Beschreibung des *M. styloglossus*). Sie haben gleiche Innervation (N. hypoglossus) und gleichen Ursprung und Faserrichtung; hingegen ist die Länge der Muskeln verschieden, da ihre distalen Enden nicht gleich weit in die Zunge vordringen. Über ihren gemeinsamen genetischen Ursprung kann kaum ein Zweifel herrschen.

M. styloglossus (Abb. 1 und 2)

Ursprung: Die kraniale Fläche des Processus paramastoideus (Proc. jugularis), der Raum zwischen Proc. paramastoideus und Proc. mastoideus oder auf dem ventro-caudalen Teil des letzteren Fortsatzes (Abb. 3).

Anheftung: Eine dorsale Portion geht in den lateralen Teil der Zungenwurzel hinab und befestigt sich in der Schleimhaut, und eine ventrale Portion zieht lateral um die Zungenwurzel und befestigt sich zusammen mit dem korrespondierenden Muskel von der Gegenseite median im freien Teil der Zunge.

Der *M. styloglossus* entspringt im Verein mit dem *M. stylohyoideus minor* (Krause) und dem *M. stylopharyngeus* (Krause). Alle sind im Ursprung vollkommen zusammengeschmolzen, indem die beiden letztgenannten Muskeln die Ursprungssehne mit dem *M. styloglossus* ganz oder teilweise gemeinsam haben.

Hinsichtlich des Ursprungs sei erwähnt: Die Sehne des *M. styloglossus* (oder die Stylo-glossus-Gruppe) umschließt proximal einen Teil des Zungenbogens, und zwar das dicke Bodenstück des Stylohyale (Krause: Proc. styloideus) (4 in Abb. 3).

Die Verbindung des Stylohyale mit dem Schädel kann ziemlich viele Variationen aufweisen. Häufig liegt diese Verbindung im

Zwischenraum von Proc. paramast. und Proc. mast. medial zu ihnen; diese ist besonders ausgeprägt, wo die beiden Processus distal zueinander genähert sind (Abb. 3). In anderen, nicht seltenen Fällen entspringt der Styloglossus entweder etwas weiter vorne oder weiter hinten, ist also entweder an die kraniale Seite des Proc.

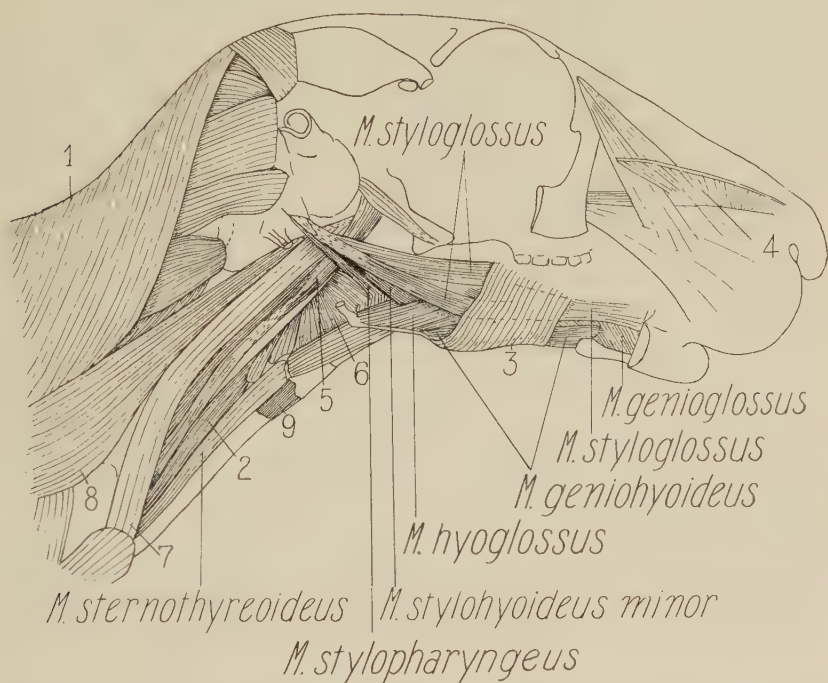


Abb. 1. Kaninchen R., rechte Seite von Kopf und Hals. Unterkiefer und Jochbogen sind entfernt. Kaudal zum M. mylohyoideus wird die dorsale und ventrale Portion des M. styloglossus sichtbar, vor dem M. mylohyoideus ist die ventrale Portion dieses Muskels mit seinen freien Fasern gezeigt. 1 = M. trapezius; 2 = Speiseröhre; 3 = M. mylohyoideus; 4 = Facialismuskeln; 5 = M. rectus capitis anticus major; 6 = M. constrictor pharyngis; 7 = M. basiohumeralis; 8 = M. levator scapulae major; 9 = M. cricothyreoideus. Die gestrichelten Linien im M. mylohyoideus geben die Grenzen des M. styloglossus an.

paramast. oder an die caudale Seite des Proc. mast. gebunden. In allen Fällen aber ist der Umfang der Styloglossus-Sehne so groß, daß sich der Ursprung der Sehne über die angrenzenden Knochen- teile ausbreitet, und zwar hauptsächlich über die beiden Processus. Der Ursprung der Styloglossus-Sehne kann daher zum Wesentlichen auf der kranialen Fläche des Proc. paramast., oder auf der caudalen Fläche des Proc. mast. liegen, er kann aber auch die beiden Processus und ihren Zwischenraum einnehmen. Erstere

Kombination ist vermutlich die häufigste. Die Sehne selbst ist sehr kräftig und sie setzt sich ventral und lateral als Sehnenblatt ein Stück nach vorwärts auf den *M. styloglossus* und *M. stylohyoideus minor* fort.

Der *M. styloglossus* ist ein ziemlich kräftiger Muskel, dessen Fasern gleichmäßig vom Ursprung bis zur Zungenwurzel divergieren. Er liegt medial zum *M. stylohyoideus* (major, Krause) und dorso-kranial zum *M. digastricus* (Abb. 2). Von der lateralen Seite gesehen kommt ein Teil des *M. stylohyoideus minor* und des *M. stylopharyngeus* an der ventralen Kante des *M. styloglossus* zum Vorschein.

Der *M. styloglossus* teilt sich natürlich in zwei Portionen (Abb. 1). Die dorsale Portion geht von der medialen Seite der Ursprungssehne aus, und dieser Teil der Sehne ist kurz; diese Portion verläuft in oraler Richtung mit gleichmäßig divergierenden Fasern an den dorso-lateralen Teil der Zungenwurzel medial zum hinteren, oberen Eck des *M. mylohyoideus*. Die ventrale Portion bildet eine direkte Fortsetzung des größten Teiles der Ursprungssehne, die ungefähr $\frac{1}{3}$ des zwischen Zungenwurzel und Processus liegenden Stückes des Muskels einnimmt. Ein sehr großer Teil dieser Sehnenfasern entspringt nicht am Kranium, sondern distal an der Spitze des Stylohyale. Die ventrale Portion ist zarter als die dorsale und verläuft wie diese in oraler Richtung an die laterale Seite der Zungenwurzel; hier nimmt sie einen größeren oder kleineren Teil dorsal liegender Muskelfasern auf, die an der Zunge vor und ventral von der Insertion der dorsalen Portion ausgehen (Abb. 1). Sie setzt sich dann auf der lateralen Seite des *M. hyoglossus* und *M. genioglossus* fort, indem sie eine latero-ventrale Begrenzung der Zunge bildet. Diese Portion hat in ihrem ganzen Verlauf eine schwach mediale Richtung, so daß sie vorne die Mittellinie der Zunge erreicht, wo sie mit ihrem Partner von der Gegenseite zusammenstößt und in den freien Teil der Zunge eintritt.

M. stylohyoideus minor, Krause und Gerhard (Abb. 1 und 2)

Ursprung: Der Muskel entspringt gemeinsam mit dem *M. styloglossus*.

Anheftung: An der Spitze und Ventralseite des kleinen Zungenbeinhorns.

Der *M. stylohyoideus minor* ist ein kleiner, ziemlich zarter Muskel mit vom Ursprung zur Anheftung gleichmäßig divergierenden Fasern. Er liegt medial zum *M. styloglossus* und dicht an ihn heran, wobei sein ventrodistaler Teil bisweilen ventral zu diesem Muskel zum Vorschein kommt.

Der *M. stylohyoideus minor* entspringt mit einer ziemlich selbständigen Sehne, die aber ventral, nahe an ihrem Ursprung mit der *Styloglossus*-Sehne zusammengewachsen ist. Diese Sehne bekleidet proximal die mediale Fläche des *Stylohyale*, der mit seinem dünnen, seitlich gestellten, distalen Teil die ventrale Fläche des Muskels überlagert. Der *Stylohyale* nimmt nur die Hälfte der Strecke des Muskels bis zum kleinen Zungenbeinhorn ein. Ab und zu geht der *M. stylohyoideus minor* so weit nach vorne, daß er sich ein wenig unter den dorso-caudalen Rand des *M. hyoglossus* einschiebt (Abb. 1).

Der *M. stylohyoideus minor* hat mit dem *M. styloglossus* und *M. stylopharyngeus* gemeinsame Innervation durch den *N. hypoglossus*, wie er auch in topographischer Hinsicht in inniger Beziehung zu ihnen steht. Der *M. stylohyoideus minor* hat also eine ganz andere genetische Herkunft wie der *M. stylohyoideus major*, der dem *Facialisgebiet* angehört, und diese beiden Muskeln können also nicht, wie von Krause behauptet (1884, S. 139) mit dem *M. stylohyoideus* beim Menschen homolog sein.

M. stylopharyngeus Krause (Abb. 1 und 2)

Ursprung: Dieser Muskel entspringt dicht am Schädel auf der medialen und caudalen Seite der Sehne des *M. styloglossus* (Abb. 1)

Anheftung: Die laterale Fläche auf der Seitenwand der Pharynx.

Der *M. stylopharyngeus* ist ein kleinerer, flacher Muskel, der seinen Platz medial zum *M. stylohyoideus minor* hat. Bisweilen läßt sich ein Teil seiner Muskelfasern proximal bis zum Schädel verfolgen. Der Muskel hat schwach divergierende Fasern, die nach vorne und etwas nach innen verlaufen, um schließlich am kranialen Rand des *M. constrictor pharyngis medius* in die Seitenwand des Schlundes einzudringen. Ein Teil des Muskels kommt bisweilen am ventralen Rand des *M. styloglossus minor* zum Vorschein.

M. hyoglossus Krause (Abb. 1 und 2)

Ursprung: Lateral am großen Zungenbeinhorn und am Zungenbeinkörper ungefähr bis zu dessen Mittellinie.

Anheftung: Dorso-lateral im hinteren Drittel der Zunge.

Der *M. hyoglossus* ist eine ziemlich kurze, aber kräftige Muskelplatte, die am kranialen Ende doppelt so dick ist wie am caudalen Ende. Die Muskelfasern verlaufen parallel oder sehr schwach konvergierend vom Ursprung zur Anheftung. Der größte Teil des Mus-

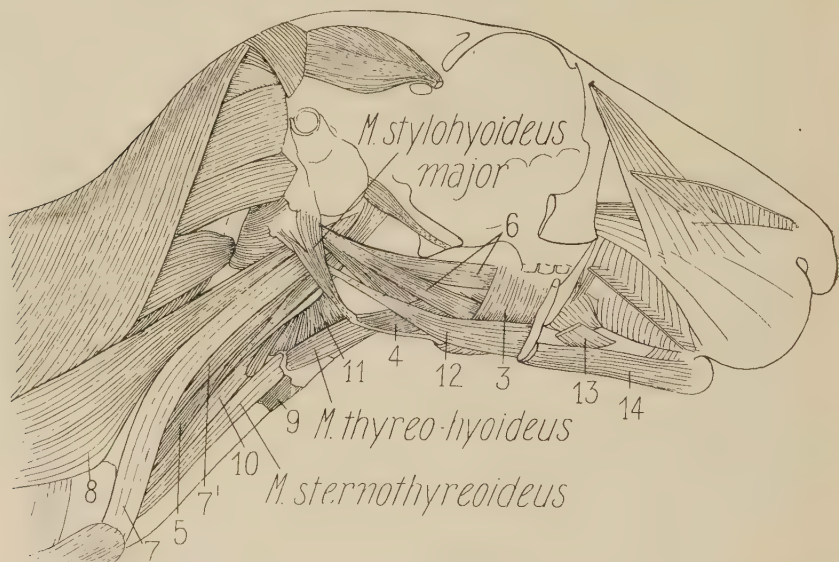


Abb. 2. *Kaninchen R*, rechte Seite. Zungenmuskeln und ventrale Halsmuskeln. Das rechte Unterkiefer u. a. sind entfernt. 3 = *M. mylohyoideus*; 4 = *M. hyoglossus*; 5 = *M. rectus capitis anticus major* (Krause); 6 = *M. styloglossus*; 7 = *M. basiohumeralis*; 7' = die mediale Portion des *M. basiohumeralis*; 8 = *M. levator scapulae major*; 9 = *M. cricothyreoideus*; 10 = Speiseröhre; 11 = *M. constrictor pharyngis*; 12 = *M. digastricus*; 13 = *M. intermedio-mandibularis*; 14 = *M. mandibulolabialis*.

kels tritt in den dorso-lateralen, hinteren Teil der Zunge ein, und zwar hauptsächlich in die ventrale Portion des *M. styloglossus* (Abb. 1); anders verhalten sich seine medialen Fasern, die auf die Medialseite dieser ventralen Portion des *M. styloglossus* hinaufgehen und an den *M. genioglossus* heran zu liegen kommen.

Es gibt gewöhnlich keine Grenze zwischen den von Krause als *M. ceratoglossus* und *M. basioglossus* angesprochenen Muskeln, und sollte eine Abgrenzung zwischen diesen beiden Muskeln vorkommen, so besteht sie nur in einer anscheinend zufälligen Spalte

in der Muskelplatte. Der von Krause als *M. chondroglossus* am kleinen Zungenbeinhorn erwähnte Muskel scheint nicht zu existieren. Allerdings gehen von der dorso-medialen Fläche des Hornes und zwar von seinem distalen Ende oft ganz wenige Muskelfasern in dorso-medialer Richtung aus, doch sind sie nicht identisch mit dem *M. chondroglossus* (Krause).

M. genioglossus, Krause (Abb. 1)

Ursprung: In der Medianlinie am Boden der Fossa incisiva (Abb. 1).

Anheftung: Dorsal im medialen Teil der Zunge mit Ausnahme des freien Zungenteiles.

Der *M. genioglossus* ist eine wohlabgegrenzte und dünne, aber verhältnismäßig kräftige, senkrecht gestellte Muskelplatte. Die Muskelfasern haben eine stark divergierende Richtung vom Ursprung zur Anheftung. Daher steht der orale Rand des Muskels ungefähr rechtwinkelig zur Längsachse des Kopfes, und der caudo-ventrale Rand verläuft ungefähr longitudinal und tritt distal auf den Zungenbeinkörper ein. Der Muskel entspringt mit einer kurzen, flachen Sehne, die caudal in eine Verlängerung ausläuft, die mehr als die Hälfte des caudo-ventralen Randes des Muskels einnimmt. Die dorsalen Enden der Muskelfasern befestigen sich medial im dorsalen Teil der Zunge zwischen den Fasern des eigentlichen Zungenmuskels (*M. lingualis*).

Die beiden *Mm. genioglossi* sind voneinander durch das Septum linguae getrennt. Die laterale Fläche des Muskels liegt hinten an den *M. hyoglossus* und vorne an den ventro-oralen Teil des *M. styloglossus* heran; vorne und ventral grenzt er an den proximalen Teil des *M. geniohyoideus*, den er durchbricht.

M. stylohyoideus major, Krause, Syn.: *M. stylohyoideus*
(Abb. 1 und 3)

Der *M. stylohyoideus major* ist nach den topographischen Verhältnissen ein Zungenmuskel, wird aber vom N. facialis innerviert und steht daher in phylogenetischem Zusammenhang mit der oberflächlichen Gesichtsmuskulatur.

Ursprung: Am Processus paramastoideus, Proc. mastoideus, sowie dem proximalen Teil der Sehne des *M. styloglossus* (Abb. 2).

Anheftung: Die Spitze des Cornu majus; in selteneren Fällen befestigt sich der Muskel etwas weiter vorne an der lateralen Fläche des Zungenbeinhornes; in solchen Fällen endet das Zungenbeinhorn frei.

Der Ursprung des *M. stylohyoideus* ist in seinen Einzelheiten recht verschieden; immer liegt er aber lateral zum Ursprung des *M. digastricus* und *M. styloglossus*. Er erstreckt sich häufig ohne Unterbrechung von der Hinterkante des *Proc. paramastoideus* bis zur Vorderkante am *Proc. mastoideus*. Außerdem entspringt ein

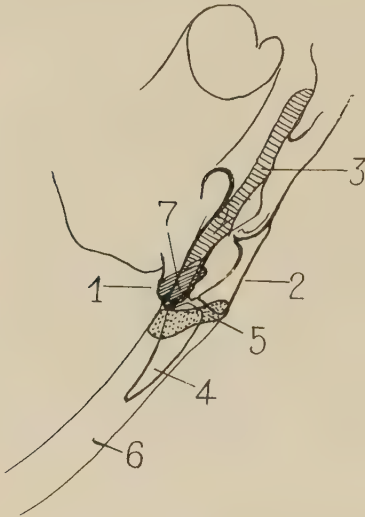


Abb. 3. *Kaninchen.*

- 1 = *Proc. mastoideus*;
- 2 = *Proc. paramastoideus*;
- 3 = Ursprung des *M. cleidomastoideus*;
- 4 = *Proc. styloideus*;
- 5 = Ursprung des *M. stylohyoideus*;
- 6 = Sehne des *M. styloglossus*;
- 7 = Ursprung des *M. sternomastoideus*.

Teil der vordersten, medialen Muskelfasern vom anliegenden Teil der Sehne des *M. styloglossus*. Bisweilen kann der *M. stylohyoideus* mit zwei Köpfen (Abb. 2) und zwar mit je einem an den Processus entspringen; und wenn die Anheftung des *M. sternomastoideus* ganz auf die Spitze des *Proc. mastoideus* hinabreicht, wird er von der lateralen Fläche des Processus auf die Knochenpartie caudal zum Processus oder auf die mediale Fläche des Fortsatzes oder den anstoßenden Teil der Schädelwand abgedrängt. Auch ein Ursprung nur vom *Proc. paramastoideus* und der Sehne des *M. styloglossus* oder vom *Proc. mastoideus* und der Sehne des *M. styloglossus* kann vorkommen.

An seinem fleischigen Ursprung, der bisweilen auch kein kurzes, oberflächliches Sehnenblatt aufweisen kann, ist der Muskel ziemlich flach, wird aber gegen die Anheftung zu eher rundlich; gleich-

zeitig konvergieren die Muskelfasern deutlich in ihrem Verlauf zur Anheftung. In einem vereinzelt Fall hat sich ein von der kranialen Kante abgespaltenes Bündel ergeben, das über die laterale Fläche des Muskels hinabließ und im distalen Teil des *M. sternomastoideus* inserierte.

Der *M. stylohyoideus* inseriert gewöhnlich mit einer kurzen, rundlichen Sehne an der Spitze des *Cornu majus*; ab und zu kann die Anheftung teils fleischig, teils sehnig sein, immer aber setzt sich die Sehne mit einem dünnen Sehnenblatt ein kleines Stück über die caudale oder laterale Fläche des Muskels fort. Das proximale Ende des *M. stylohyoideus* wird teilweise vom kranialen Ende des *M. sternomastoideus* verdeckt und dieser selbst überlagert mit seinem proximalen Teil den Ursprung des *M. digastricus*, des *M. styloglossus* und des *M. stylohyoideus minor* ganz oder teilweise. Die Nervenversorgung erfolgt durch den *Ramus stylohyoideus* des *Nervus facialis*.

Zusammenfassung

Es wird eine topographische Übersicht von den eigentlichen Zungenmuskeln, d. h. von jenen Muskeln gegeben, die vom *Processus mastoideus et paramastoideus*, dem Zungenbein und der Unterkiefersymphyse direkt in die Zunge eindringen. Auf Grund seiner topographischen Verhältnisse ist der *M. stylohyoideus major* hier mit zur Besprechung gekommen, obgleich er zum *Facialisgebiet* gehört. Außerdem werden die Muskeln erwähnt, die wohl nicht direkt mit der Zunge im Zusammenhang stehen, durch ihre Verbindung mit dem Zungenbein aber Einfluß auf die Bewegung der Zunge nehmen.

Schrifttum

Ellenberger, W. und Baum, H.: Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891. — Gerhard, U.: Das Kaninchen. Leipzig 1909. — Huber, E.: Über das Muskelgebiet des *Nervus facialis* beim Hund, nebst allgemeinen Betrachtungen über die *Facialis-muskulatur*, II. Teil. *Morph. Jb.* 52 (1923) H. 4. — Krause, W.: Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht. Leipzig 1884. — Meinertz, Thydsen: Die *Trigeminusmuskulatur* beim Kaninchen. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.* 68 (1944) H. 4. — Ders.: Das *Rectussystem* beim Kaninchen. *Morph. Jb.* Bd. 96, 1955.

Hypaxonische und ventro-laterale, mit dem Schultergürtel verbundene Muskeln in der Halsregion beim Kaninchen

Von

Thydsen Meinertz

Mit 8 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 25. März 1955)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	500
Subvertebrale Halsmuskeln	501
M. rectus capitis anticus major	501
M. longus colli	504
M. rectus capitis anticus minor	507
Ventrale, hypaxonische Halsmuskeln.	508
Diaphragma	508
Ventro-laterale, mit dem Schultergürtel verbundene Halsmuskeln	514
M. sternomastoideus	515
M. cleidomastoideus	515
M. basiohumeralis	518
M. levator scapulae major	520
Zusammenfassung	522
Literaturverzeichnis	522

Einleitung

Die hypaxonischen Muskeln in der Halsregion werden, sowohl von einem phylogenetischen wie topographischen Gesichtspunkt betrachtet, natürlich in drei Gruppen eingeteilt: 1. die subvertebralen Halsmuskeln, 2. die ventralen, hypaxonischen Halsmuskeln und 3. die ventro-lateralen, mit dem Schultergürtel verbundenen Halsmuskeln. Die ventralen, hypaxonischen Halsmuskeln lassen

sich bis auf die Fische zurückverfolgen. Die ventralen dem Schultergürtel zugehörenden Muskeln sind fast sämtlich sekundäre Extremitätsmuskeln.

1. Die subvertebralen Halsmuskeln

Die subvertebralen, oder dorsalen, hypaxonischen Halsmuskeln des Kaninchens bestehen aus dem *M. rectus capitis anticus major* s. *longus capitis*, dem *M. longus colli* und dem *M. rectus capitis anticus minor* s. *anticus* (Nomenklatur nach Krause). Beim Menschen sind folgende Benennungen gebräuchlich: *M. longus colli*, *M. longus capitis* und *M. rectus capitis anterior (ventralis)*. Sie liegen alle ventral zu den Wirbelkörpern und den *Processus transversi*, und werden von den Cervicalnerven innerviert.

M. rectus capitis anticus major, s. longus capitis, Krause

Syn.: *M. longus capitis* (Abb. 1 und 2)

Ursprung: Die Querzapfen am 6.—2. Cervicalwirbel.

Anheftung: Die Querzapfen der 5.—3. Cervicalwirbel, sowie kranio-medial auf der ventralen Fläche des Hinterhauptbeines, gerade hinter der *Synchondrosis sphenobasilaris*. Diese Insertion umschließt die medio-kraniale Seite der Insertion des *M. basiohumeralis* und *M. levator scapulae major*.

Der *M. rectus capitis anticus major* (Abb. 1 und 2) ist ein ziemlich kräftiger Muskel, der medial mit dem *M. longus colli*, Krause, verschmolzen ist. Er liegt mit dem größten Teil seiner Muskelmasse ventral zu den Querzapfen der Halswirbeln. Der Muskel ist etwas zusammengedrückt, besonders ventral zum 2. und 3. Halswirbel, und hier ist der ventrale, kielförmige Teil mit einer langen, oberflächlichen Sehnenplatte versehen.

Die eigentliche Muskelmasse besteht aus Bündeln von Muskelfasern und Sehnen; ihr Verhältnis zueinander und zum *M. longus colli* ist so kompliziert, daß eine eingehende Darstellung wünschenswert ist.

Der 6. Halswirbel (Abb. 2). Der Ursprung am 6. Halswirbel ist auf dem costalen Teil des *Processus transversus* (*Tuberculum costale*) gelegen, teils ventro-medial zum Ursprung des *M. scalenus anticus*, Krause, und teils etwas mehr kranial am *Processus*. Außer diesen Muskelfasern geht von diesem Ursprung noch eine

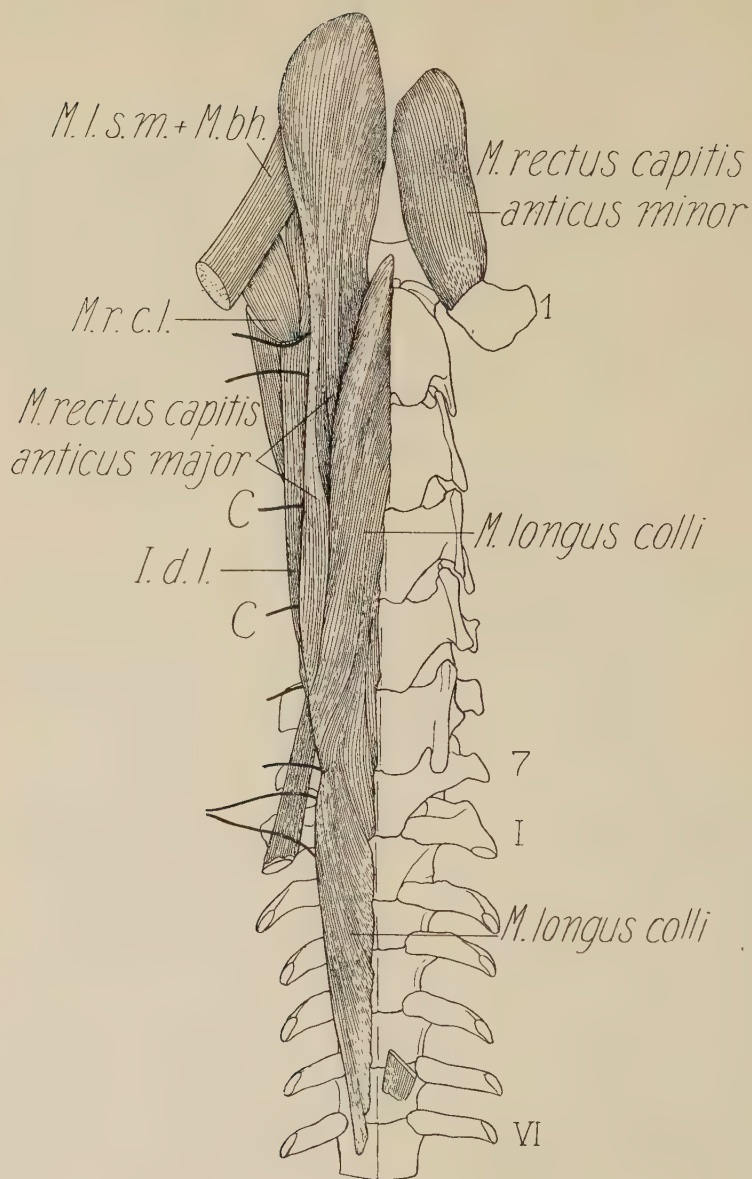


Abb. 1. *Das Kaninchen.* Die subvertebrale Halsmuskulatur von der Ventralseite gesehen. M. l. s. m. + M. bh. = M. levator scapulae major + M. basiohumeralis; M. r. c. l. = M. rectus capitis lateralis. 1 und 7 = 1. und 7. Cervicalwirbel; I und VI = 1. und 6. Thoracalwirbel. C. = Cervicalnerv. I. d. l. = kranialer Teil der Intertransversarii dorsales longi (M. longus atlantis, Krause)

in diesen Muskelfasern eingebettete Sehne aus. Die dorso-medialen Muskelfasern dieser Sehne laufen an die kraniale, oberflächliche Sehne im *M. longus colli* (6 in Abb. 2 A); die übrigen inserieren einerseits und hauptsächlich am *Os occipitale*, andererseits auf dem kranialen Teil des *Proc. transversus* am 3. Halswirbel (*Tub. costale*), gemeinsam mit den Muskelfasern vom 5. Halswirbel.

Die lateralen Muskelfasern vom 6. Halswirbel entspringen entweder mit kurzen Sehnenfasern oder direkt am Knochen. Ein laterales, ziemlich konstantes Bündel überspringt den 5. Halswirbel und inseriert am 4. Halswirbel, zugleich mit der kranialen Portion des *M. scalenus medius*; ein kleineres, mediales Bündel befestigt sich an der korrespondierenden Stelle am 5. Halswirbel, zusammen mit der mittleren Portion des *M. scalenus medius*. Ein letztes und mehr ventral gelegenes Bündel verläuft wie das laterale an den Ursprung des *M. scalenus med.* am 4. Halswirbel; die inneren Fasern dieses Bündels gehen jedoch vom 5. Halswirbel aus. — Ferner entspringt vom 6. Halswirbel ein vorderes, laterales Bündel (6 in Abb. 2 A), das sich teils am *M. longus atlantis*, Krause, teils am Querzapfen des 4. Halswirbel befestigt, zusammen mit einer diesem Muskel angehörenden Sehne. Diese lateralen Muskelbündel haben keine scharf abgegrenzten Insertionen; eine Anzahl von ihnen inserierten denn auch an den eigentlichen Sehnen des *M. scalenus med.* und *M. longus atlantis*.

Der 5. Halswirbel. Vom costalen Teil des *Processus transversus* am 5. Halswirbel gehen, wie früher erwähnt, Muskelfasern an den 3. und 4. Halswirbel, zugleich mit Fasern vom 6. Halswirbel. Ferner geht (teils sehnig, teils fleischig) vom kranialen Teil des *Processus* ein ziemlich kräftiges Bündel aus, das mit jenem Teil verbunden ist, der vom 6. Halswirbel teils an den *Occipitale*, teils zum *M. longus colli* läuft.

Der 4. Halswirbel. Vom vorderen, costalen Teil des *Processus transversus* kommen teils Muskelfasern, teils eine ziemlich kräftige Sehne; und zwar geht letztere von der kranialen Spitze des *Processus* aus. Die Sehne spaltet sich und ihr kleinerer Teil und die dazugehörenden Fasern befestigen sich am kranialen Teil des *Processus transv.* des 3. Halswirbels. Der kräftige Teil der Sehne (mit seiner Portion an Muskelfasern) verläuft einerseits zum *Occipitale*, andererseits an die kraniale, oberflächliche Sehne im *M. longus colli* (6 in Abb. 2 A).

Der 3. und 2. Halswirbel. Am 3. Halswirbel entspringen zahlreiche Muskelfasern vom kranialen Teil und am 2. Halswirbel vom caudalen Teil des Processus transversus. Die Muskelfasern beider Ursprünge laufen gemeinsam zum Occipitale, zugleich mit den vom 6.—4. Halswirbel kommenden Fasern.

Krause gibt an, daß der *M. rectus capitis* auch am 1. Halswirbel entspringt. Bei den hier untersuchten Exemplaren ist dies nicht der Fall gewesen.

M. longus colli, Krause (Abb. 1 und 2)

Ursprung: Die 5.—6. vorderen Thoracalwirbel, sowie die 7.—2. Cervicalwirbel.

Anheftung: Sämtliche Cervicalwirbel.

Der *M. longus colli* ist ein langer und ziemlich kräftiger Muskel, der auf der Ventralseite der vordersten Thoracal- und Cervicalwirbeln liegt (Abb. 1). Der rechtsseitige und linksseitige Muskel stoßen in der Medianlinie zusammen; nur auf der Höhe der Thoracalwirbeln weichen sie etwas voneinander. Auf der lateralen Seite ist der *M. longus colli* mit dem *M. rectus capitis anticus major* s. *longus capitis* so innig verschmolzen, daß eine Trennung nicht durchführbar ist, und es gibt ferner auch Sehnen, die beiden Muskeln gemein sind. Hingegen besteht zwischen *M. rectus capitis anticus major* und *M. longus atlantis* eine deutliche Abgrenzung, schon deshalb, weil sich die Querfortsätze der Halswirbel zwischen sie einschieben. Zwischen diesen beiden Muskeln liegt auch der Ausgang der Cervicalnerven und die Ursprünge der *Mm. scaleni*. Der cervicale Teil des *M. longus colli* ist kräftiger als der thoracale Teil und er enthält auch eine Anzahl von ziemlich kräftigen Sehnen.

In der Muskelmasse liegen Sehnen (Abb. 2 A), die von folgenden Punkten ausgehen: 1. Auf jedem der 6 vordersten Halswirbel entspringt mit caudaler Richtung innerhalb der Muskelmasse eine Sehne von der Mitte des caudalen Randes des Wirbelkörpers. Die 6 Sehnen werden nach hinten zu allmählich kürzer und am 6. Wirbel ist die Sehne gerade nur noch angedeutet. 2. Vom caudalen Ende des costalen Teiles des Proc. transversus am 6. Halswirbel geht eine Sehne nach hinten, die einen großen Teil der Muskelfasern von den Thoracalwirbeln aufammelt. 3. Vom vorderen Ende des costalen Teiles des Proc. transversus am 6.—3. Halswirbel, sowie

von der entsprechenden Stelle am Proc. transversus des 2. Wirbels entspringen Sehnen, die in der Muskelmasse in kranialer Richtung verlaufen. Vom 4.—6. Wirbel sind diese Sehnen gemeinsam für sowohl *M. longus colli* wie *M. capitis anticus major*. Das Insertionsfeld am Atlas ist groß und liegt auf dem Tuberculum anterius und dem angrenzenden Teil des Körpers; es findet sich hier auch eine oberflächliche Sehne vor.

An den Thoracalwirbeln entspringen die Muskelfasern von den Wirbelkörpern; nur ein verschwindender Teil derselben geht von der Basis (Capitulum) der Rippen aus. Diese ganze Muskelportion ist medial mit einer dünnen Schicht von Sehnenfasern bekleidet, und sämtliche Muskelfasern laufen auf den Querfortsatz des 6. Halswirbels zu, wo sie sich am caudalen Ende des costalen Teiles des Fortsatzes teils direkt, teils mittels einer kurzen Sehne befestigen. (Bei dem abgebildeten Exemplar entspringt diese Portion auf der einen Seite von den 6, auf der anderen nur von den 5 vordersten Thoracalwirbeln.) Es kann ab und zu vorkommen, daß einige Muskelfasern vom Körper des 4. Thoracalwirbels entspringen, die dann am Körper des 7. Halswirbels inserieren, ähnlich wie es bei den Cervicalwirbeln der Fall ist.

Während die Fasern im thorakalen Teil des Muskels von der Medianlinie in latero-kranialer Richtung laufen, verändert sich die Richtung im cervicalen Teil und sie verlaufen teils longitudinal und teils von den Querfortsätzen ausgehend, medio-kranial. Folgende Übersicht gibt die Einzelheiten im Verlauf der Muskelfasern und Sehnen.

7. Halswirbel (Abb. 2 A). Vom Körper gehen Muskelfasern 1. an den Hinterrand (sehnige Insertion) des 6.—4. Halswirbels, sowie an die Mitte des 6.—5. Wirbelkörpers; 2. an den Körper des 5. und 4. Halswirbels zusammen mit Fasern vom Querfortsatz des 6. Halswirbels; 3. an den Processus transversus des 6. Halswirbels zusammen mit der thorakalen Portion des Muskels.

6. Halswirbel. 1. Vom Wirbelkörper gehen Muskelfasern an den Hinterrand des 5. Halswirbels (teils sehnig, teils fleischig) und an die Sehne am Hinterrand des 4. Halswirbels; 2. vom ventralen Teil des Querzapfens geht eine größere Muskelportion und eine Sehne aus, deren Fasern teils an die Sehnenanheftung am Hinterrand des 4.—1. Halswirbels, teils an den Körper des 4. und 3. (2.) Halswirbels laufen. Von dieser Sehne entspringen auch Fasern, die dem *M. rectus capitis major* angehören.

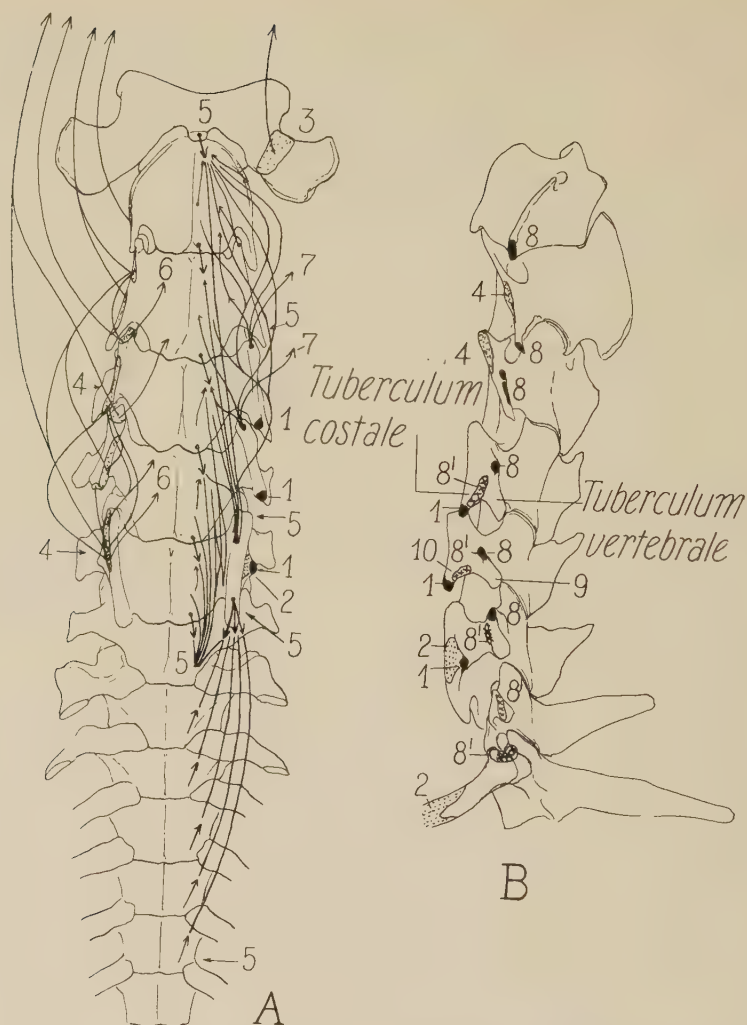


Abb. 2. Das Kaninchen. Die Halswirbeln und die vorderen Thoracalwirbeln. A, von der Ventralseite; B, von der linken Seite. Anheftung oder Ursprung des: 1) *M. scalenus medius*, 2) *M. scalenus anticus*, 3) *M. rectus capitis minor*, Krause, 4) *M. rectus capitis anticus major*, Krause, 5) *M. longus colli*, Krause, 6) Fasern vom *M. rectus capitis anticus major* zum *M. longus colli*; 7) Fasern vom *M. longus colli* zum *M. rectus capitis anticus major*, 8 und 8') Ursprung und Anheftung der *Intertransversarii dorsales longi* (8 = *M. longus atlantis*, Krause und 8' = *M. scalenus posticus*, Krause), 9) *Tuberculum vertebrale*, 10) *Tuberculum costale*. Ein Pfeil mit basalem Punkt gibt eine Sehne im *M. longus colli* an

Der 5. Halswirbel. 1. Vom Körper gehen Muskelfasern an den Hinterrand des 4. Wirbels (sehnige Insertion). 2. Vom costalen Teil des kranialen Endes der Querfortsätze entspringen, außer den

einer der oben genannten Sehnen angehörenden Muskelfasern, noch direkt eine Anzahl von Muskelfasern. Diese Muskelfasern gehen an den Körper des 4. und 3. Wirbels, sowie an das Tuberculum anterius am 1. Wirbel. Außerdem gibt die Sehne von ihrer lateralen Seite eine Portion Muskelfasern an den M. rectus capitis anticus major ab (7 in Abb. 2 A).

Der 4. Halswirbel. 1. Es gehen Muskelfasern vom Körper an den Hinterrand des 3. Wirbels (mit sehniger Insertion). 2. Von der ventro-kranialen Spitze des Proc. transv. entspringt, hauptsächlich sehnig, eine Portion von Muskelfasern, die an den Körper des 2. Wirbels und das Tuberculum anterius am Atlas geht. Wie bei den Sehnen der beiden vorhergehenden Querfortsätze gehen auch hier Fasern von der lateralen Seite der Sehne an den M. rectus capitis anticus major.

Der 3. Halswirbel. Vom kranialen Ende des Proc. transversus gehen vorwiegend sehnige Muskelfasern an den Körper des 2. Wirbels und das Tuberculum anterius.

Der 2. Halswirbel. Vom Wirbelkörper und dem Proc. transversus entspringen Muskelfasern, die alle am Tuberculum anterius inserieren.

Betrachtet man alle diese Ursprünge gemeinsam und indem man von Einzelheiten absieht, so findet man, daß es drei Angriffspunkte für den Muskel gibt, nämlich an den vordersten Halswirbeln, am Querfortsatz des 6. Halswirbels und an den vordersten Thoracalwirbeln. Das gleiche Bild geben die oberflächlichen Muskelstriche des Muskels.

M. rectus capitis anticus minor s. anticus, Krause

Syn.: M. rectus capitis anterior (ventralis) (Abb. 1 und 2)

Ursprung: Medial auf der ventralen Fläche des Proc. transversus am Atlas (Abb. 2).

Anheftung: Vor dem Gelenkhöcker auf dem lateralen Teil der ventralen Fläche der Occipitale.

Der M. rectus capitis anticus minor ist ein kurzer und kräftiger Muskel, dessen Ursprung medial zum Ursprung des M. rectus capitis lateralis und an diesen heranliegt. Der Verlauf der Fasern zur Anheftung erfolgt vorwiegend so, daß die im Ursprung ventralen Fasern zum medialen, die dorsalen zum lateralen Teil des

Insertionsfeldes gehen. Die Muskelmasse ist am Ursprung zusammengedrückt und etwas flachgedrückt an der Insertion.

Der *M. rectus capitis anticus minor* wird, von der Ventralseite gesehen, beinahe gänzlich vom kranialen Teil des *M. rectus capitis anticus major* verdeckt (Abb. 1). Der *M. levator scapulae major* und der *M. basiohumeralis*, die kranial teilweise miteinander verschmolzen sind, dringen an der Schädelbasis zwischen die beiden *rectus-capitis* Muskeln ein. Der *M. rectus capitis minor* befestigt sich an der Basiooccipitale vor dem Gelenkhöcker. Die Anheftung nimmt eine verhältnismäßig große Fläche ein, die medial und kranial vom Insertionsfeld des *M. rectus capitis anticus major* und dem gemeinsamen Ursprungsfeld des *M. levator scap. major* und *M. basiohumeralis* begrenzt wird; lateral besteht die Begrenzung in der Furche zwischen Hinterhauptbein und Bulla.

2. Ventrale hypaxonische Halsmuskeln

Die ventralen, hypaxonischen Halsmuskeln, auch hypobranchiale Muskeln genannt, werden vom *N. hypoglossus* innerviert. Beim Kaninchen umfassen sie den *M. sternohyoideus*, den *M. sternothyreoides*, den *M. thyreohyoideus* und den *M. geniohyoideus*. Die Topographie dieser Muskeln kommt in einer andern Arbeit über das ventrale Rectus-System beim Kaninchen zur eingehenden Behandlung und wird daher hier übergangen. Hingegen ist eine Besprechung des Diaphragmas hier am Platz.

Das Diaphragma stammt vermutlich von der ventralen, hypaxonischen Muskulatur, welche Annahme durch die Innervation vom *N. phrenicus* unterstützt wird.

Diaphragma (Abb. 3—5)

Das Diaphragma oder das Zwerchfell ist eine stark gewölbte Sehnenmuskelpatte, in welcher man auf Grund der Ursprungsfelder drei Portionen unterscheiden kann, und zwar eine Sternal-, eine Costal- und eine Lumbalportion, also eine *Pars sternalis*, *Pars costalis* und *Pars lumbalis* (Abb. 3—5).

Pars sternalis

Ursprung: Mit zwei Zacken an der dorsalen Fläche des *Proc. xiphoideus* am Übergang zwischen dem knöchigen und dem knorpeligen Teil.

Anheftung: Die Muskelfasern verlaufen schwach divergierend in dorso-cranialer Richtung und vereinigen sich, ziemlich abgegrenzt, mit dem Centrum tendineum.

Die Pars sternalis (Abb. 3 und 4) zeigt eine schwache Andeutung einer Teilung in eine Pars sternalis dextra und eine Pars sternalis sinistra, teils weil diese Portion mit zwei Zacken entspringt, teils weil sich mitunter eine kaum angedeutete, mehr oder minder oberflächliche, von Bindegewebe ausgefüllte, mediane Spalte oder Furche vorfindet. Vom lateralen Rand der P. sternalis dextra kann ein Faserbündel in kaudaler Richtung schwingen, das sich dann der kranialen Zacke der P. costalis dextra anschließt (Abb. 3).

Pars costalis

Ursprung: Mit 6 (oder 7) Zacken an den 6 (oder 7) hintersten Rippen.

Anheftung: Sämtliche Muskelfasern laufen in dorso-kranialer Richtung und setzen sich im lateralen Rand des Centrum tendineum fort.

Die Pars costalis (Abb. 3—5) ist in Ausdehnung und Faserverlauf auf der rechten wie linken Seite ungefähr gleich. Die Muskelschicht nimmt an Stärke ziemlich gleichmäßig von vorne nach hinten ab, doch kann sie auch plötzlich schwächer werden, was dann gewöhnlich am Übergang zwischen den Zacken von der 8. und 9. Rippe geschieht.

An der 12. Rippe nimmt der Ursprung der Zacke (6. oder 7. Zacke), von der Wirbelsäule gerechnet das 2. Viertel der Rippenlänge ein. Der Ursprung auf der 11. Rippe (5. oder 6. Zacke) liegt mehr distal, indem sie das 3. Viertel der Rippe einnimmt. Auf der 10. Rippe ist der Ursprung (4. oder 5. Zacke) auf das distale Viertel hinausgerückt und berührt die Grenze zwischen dem knorpeligen und knöchernen Teil der Rippe. Der Ursprung auf der 9. Rippe (3. oder 4. Zacke) liegt mit der einen Hälfte auf dem knorpeligen, mit der anderen auf dem knöchernen Teil der Rippe. Auf der 8. Rippe (2. oder 3. Zacke) liegt der Ursprung ungefähr wie bei der 9., ist aber auf dem knorpeligen Teil etwas größer als auf dem knöchernen.

Krause gibt an, daß die P. costalis mit 7 Zacken von den 7 hintersten Rippen entspringt. Dies dürfte nur selten vorkommen. Oft entspringt die große, vordere Zacke (Krauses 1. und 2. Zacke) nur

vom proximalen Teil des 7. Rippenknorpels; es kommt aber häufiger vor, daß ein kleineres, mittleres Feld (1. Zacke) dieser großen vorderen Zacke vom proximalen Ende des 6. Rippenknorpels ausgeht (Abb. 4); bei einer solchen Anordnung kommt der vordere

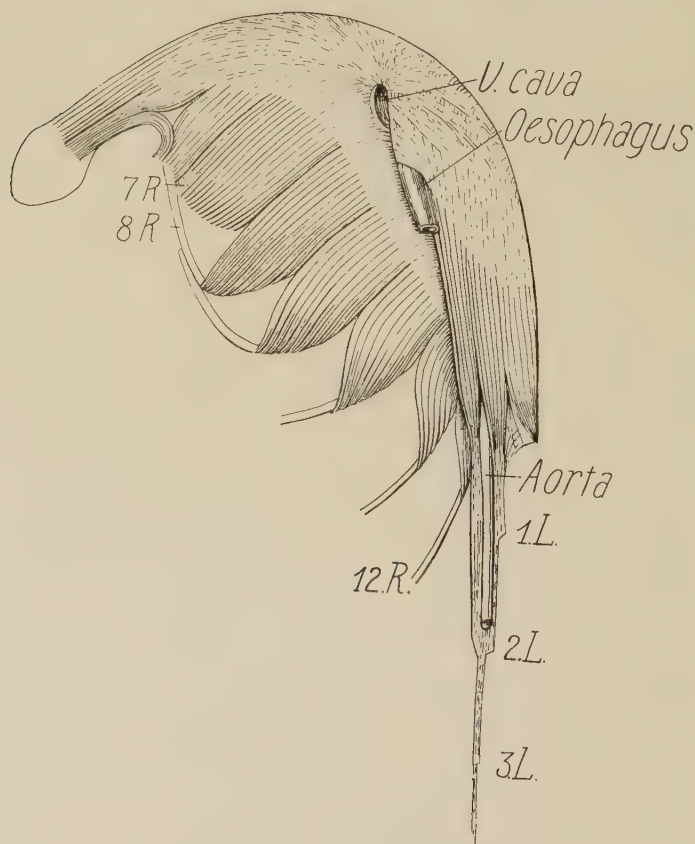


Abb. 3. Rechte Seite des Diaphragmas beim Kaninchen, die drei Öffnungen und Sehnenursprünge vom 1.—3. Lumbalwirbel zeigend. (1. L.—3. L.). 7 R., 8 R. und 12 R. = 7., 8. und 12. Rippe

Teil der 2. Zacke kranial zur 1. Zacke und ihre hintere Hälfte wie normalerweise hinter die 1. Zacke zu liegen.

Die Muskelfasern der Pars costalis verlaufen, was die hinteren Zacken betrifft, zuerst in ausgesprochen kranialer Richtung, um dort, wo sich die Zacken miteinander vereinigen, gegen die Mittellinie einzubiegen. Die Muskelfasern in den kranialen Zacken verlaufen gegen die Mittellinie zu und gleichzeitig in dorso-kranialer

Richtung. Die Zwischenräume, die sich zwischen den Zacken vorfinden, sind von Bindegewebe ausgefüllt und wie die Muskelplatte vom Bauchfell bekleidet.

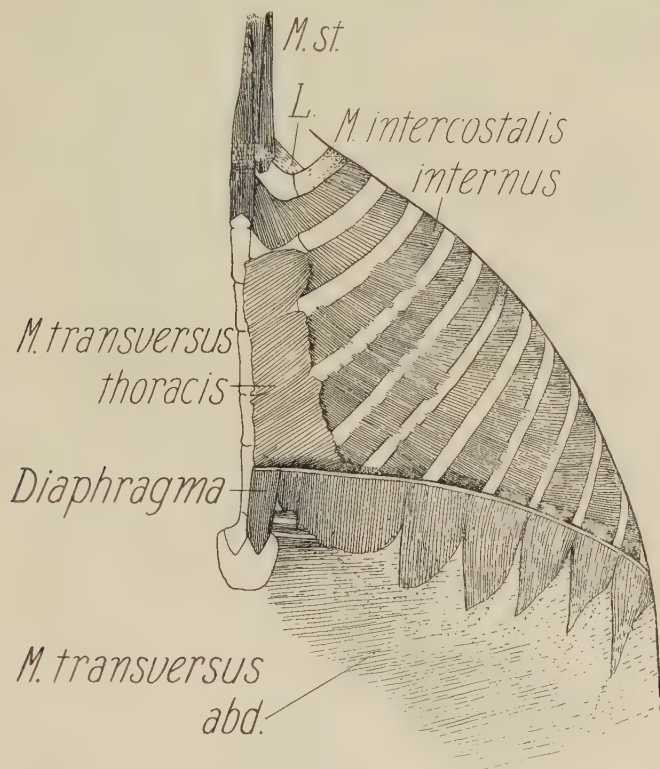


Abb. 4. Die Wand der Körperhöhle beim Kaninchen von der Innenseite. Das Diaphragma ist mit Ausnahme der Zacken entfernt. Die punktierten Linien bezeichnen die Teile der Rippen, die vom M. transv. abd. verdeckt werden. M. st. — der proximale Teil des M. sternohyoideus + M. sternothyroideus. L = Ligament vom Manubrium sterni zur 1. Rippe

Pars lumbalis (Abb. 3 und 5)

Ursprung: 1. Der Processus spinosus anterior des I.—III. Lendenwirbels und 2. das Ligamentum longissimum anterius derselben Wirbel.

Anheftung: Die Fasern verlaufen in kranialer Richtung auf das Foramen oesophageum zu und gehen in das Centrum tendineum über, indem sie diese Sehnenplatte kaudal in zwei Hälften teilen.

Die Pars lumbalis sinistra (Abb. 3) reicht nicht so weit nach hinten wie die Pars lumbalis dextra (Abb. 5). Die Pars lumbalis

sinistra entspringt mit einer dünnen, starken Sehne am Proc. spinosus ant. des II. Lendenwirbels. Hinten geht die Sehne scheinbar gleichmäßig in die linke Fläche des Ligamentum longitudinale ant. desselben Wirbels über. Vorne ist die Sehne mit dem kaudalen ($\frac{3}{4}$) Teil des Lig. long. ant. des I. Lendenwirbels verbunden. Von der linken Seite des Proc. spinosus dieses Wirbels geht eine ähnliche Sehne aus, die mit ersterer verschmilzt und auf kurzer Strecke mit dem Lig. long. ant. des 12. Thoracalwirbels verbunden ist. Unmittelbar kranial zum Lig. long. ant. des I. Lendenwirbels beginnt der muskulöse Teil der Pars lumbalis sinistra, der auf der Höhe der Vorderkante des 12. Thoracalwirbels von der Aorta durchbrochen wird (Hiatus aorticus). Der lateral zum Hiatus aorticus liegende Teil der Pars. lumb. sin. ist mit den oben erwähnten Ursprungssehnern verbunden; der mediale Teil ist mit der Pars. lumb. dextra verschmolzen und mit deren Sehnen medial zum Hiatus aorticus verbunden.

Die Pars lumbalis dextra (Abb. 5) entspringt von der Spitze des Proc. spinosus ant. des III. Lendenwirbels mit einer dünnen, starken Sehne, die hinten gleichmäßig in das Lig. long. ant. dieses Wirbels übergeht¹, und vorne mit dem kaudalen Teil des Lig. long. ant. des II. Lendenwirbels verbunden ist. Diese Sehne verschmilzt mit einer ähnlichen, aber viel kräftigeren Sehne, die von der Spitze des Proc. spinosus ant. des II. Lendenwirbels ausgeht. Die Muskelfasern beginnen am Ursprung dieser letzteren Sehne; die Sehne (Abb. 3) verflacht zu einer kräftigen Sehnenplatte, die auf der linken Seite der Muskelportion liegt und ganz bis zum Hiatus aorticus reicht. Von der Spitze des Proc. spin. ant. des I. Lendenwirbels geht ebenfalls eine kräftige Sehne aus, die sogleich mit der Sehne des II. Lendenwirbels verschmilzt, und in den kaudalen Teil des Lig. long. ant. am 12. Thoracalwirbel eingeht. Die Muskelportion in der Pars lumb. dextra ist vorne nicht so kräftig wie in der Pars lumb. sinistra, auch reichen die Muskelfasern nicht so weit nach vorne. Kaudal zum Hiatus aorticus gleicht sich das quantitative Verhältnis der beiden Portionen dadurch aus, daß ungefähr die Hälfte der linksseitigen Fasern, wie vorhin erwähnt,

¹ Es gibt bisweilen Individuen, wo das ganze Ursprungsfeld einen Wirbel weiter nach hinten gerückt ist, Muskelfeld und Sehnen wie in den typischen Fällen. Dann liegt der vordere Teil des Ursprungs nicht am Lig. long. ant. des 12. Thoracalwirbels, sondern am I. Lendenwirbel. Gleichzeitig hat der IV. Lendenwirbel einen Proc. spinosus ant.

in die Pars lumb. dextra eintritt. Der muskuläre Teil der Pars lumbalis läßt sich in der Medianlinie leicht aufspalten (die Grenze zwischen der linken und rechten Portion), und bisweilen ist eine schmale Spalte im Muskelfeld hinter dem Foramen oesophageum angedeutet.

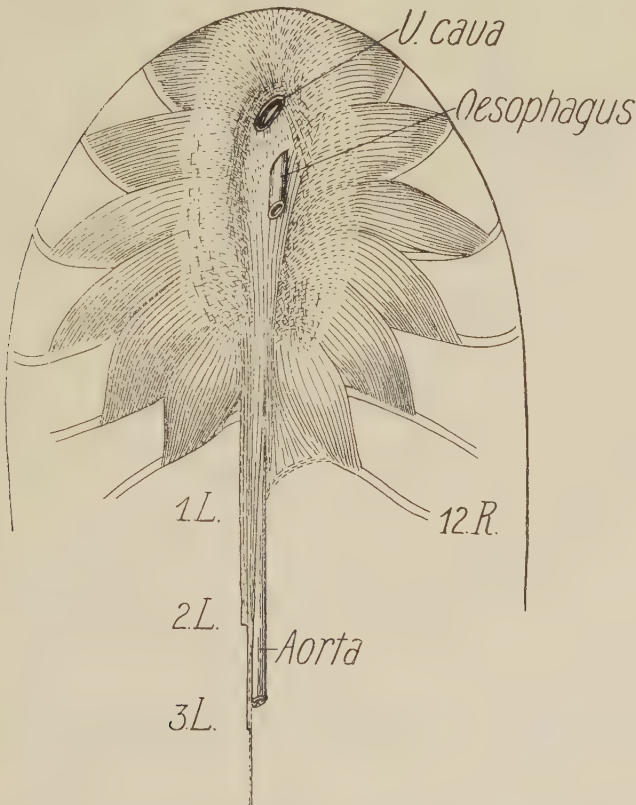


Abb. 5. Die Wand der Bauchhöhle beim Kaninchen, in dorso-kranialer Richtung gesehen. Das Centrum tendineum ist in seiner ganzen Ausdehnung sichtbar. 1. L — 3. L: = Sehnenursprung am 1.—3. Lumbalwirbel. 12. R. = 12. Rippe

Ein Arcus lumbocostalis medialis et lateralis wie beim Menschen findet sich nicht vor. Die Bindegewebeschiebt, welche den Raum zwischen Pars lumbalis und der Zacke der 12. Rippe ausfüllt, ist selten durch Sehnenfasern verstärkt. Nur bei einzelnen Individuen findet sich eine solche Verstärkung im freien Rand der Bindegewebehaut, und dann nur auf der linken Seite (Abb. 5). Die Verstärkungsfasern gehen da von der kranialen Ursprungssehne in der P. lumb. sinistra aus und befestigen sich, indem sie einen

Bogen über dem *M. ossoas major p. lateralis* beschreiben, an der 12. Rippe am distalen Ende des Ursprungs der Muskelzacke. Das *Centrum tendineum* ist eine kräftige Sehnenplatte, die zu beiden Seiten der Mittellinie mit einer länglichen Ausbuchtung zwischen der *Pars lumbalis* und *Pars costalis* liegt. Der Faserverlauf im *Centrum tendineum* ist im wesentlichen eine Fortsetzung der Muskelfasern, doch drehen sie gegen die Mittellinie zu oder zunächst der *Pars lumbalis* ziemlich stark in kaudaler Richtung, zwar so, daß die Drehungen kaudal am stärksten sind. Von den Muskelfasern der *Pars lumbalis* gehen namentlich rechts eine Anzahl von Sehnenfasern aus, die nahezu longitudinal verlaufen. Vorne schwingen diese Fasern auf halbem Weg um das Foramen venae cavae herum und bilden dadurch eine Art Verstärkung des Randes dieser Öffnung. Das *Centrum tendineum* hat auch an anderen Stellen Sehnenfasern mit abweichendem Verlauf.

Unter den drei Öffnungen im Diaphragma ist das Foramen venae cavae die vorderste und größte. Es liegt in der Medianlinie oder eine Kleinigkeit nach rechts verschoben. Ungefähr 1 cm nach hinten oder etwas nach rechts liegt der Durchgang für die Speiseröhre (*Foramen oesophageum*). Die Aorta durchbricht, wie oben erwähnt, den muskulären Teil der *Pars lumbalis sinistra* auf der Höhe der Vorderkante des 12. Brustwirbels und verläuft weiter, auf der linken Seite der Sehnen zur *Pars lumbalis* liegend.

3. Vento-laterale, mit dem Schulterblatt verbundene Halsmuskeln (Abb. 6—8)

Diese Muskeln werden teils vom *N. accessorius*, teils vom *Plexus cervicalis* versorgt, und zwar vorwiegend von *C. IV*. Die vom *N. accessorius* innervierten Muskeln sind ursprünglich viscerale Muskeln. Hierzu gehören beim Kaninchen der vordere Teil des *M. trapezius*, der *M. sterno-mastoideus* und der *M. cleidomastoideus*. Sie sind als sekundäre Extremitätsmuskeln an das Schulterblatt gebunden. Der *M. basiohumeralis* und der *M. levator scapulae major* und dessen kaudale Fortsetzung, der *M. deltoideus*, werden von Cervicalnerven innerviert und sind ebenfalls sekundäre Extremitätsmuskeln. Von allen diesen Muskeln werden hier nur jene behandelt, die ventro-lateral in der eigentlichen Halsregion liegen.

M. sternomastoideus (Abb. 6 und 7)

Ursprung: Der *M. sternomastoideus* entspringt gemeinsam mit dem korrespondierenden Muskel von der Gegenseite auf der medianen, vorderen Kante des Manubrium sterni (Abb. 6). Der Ursprung liegt vor dem Ursprung des *Sph. colli prof. p. auris*. Nahe dem Ursprung am Manubrium sterni findet sich eine kurze Sehne, die dem rechten und linken Muskel gemeinsam ist. Die Fasern dieser Sehne setzen sich ein ganz kurzes Stück auf die Oberfläche des Muskels fort. Mitunter entspringen einige der tieferliegenden Muskelfasern direkt am Knochen.

Anheftung: Am distalen $\frac{1}{3}$ des Processus mastoideus, gewöhnlich an seiner kaudalen Fläche in Fortsetzung des Ursprungs des *M. cleidomastoideus*.

Der *M. sternomastoideus* ist ein langer, schmaler und flacher Muskel mit parallelen Fasern. Wie der *M. cleidomastoideus* liegt er an der Seite des Halses und beide Muskeln liegen kranial dicht aneinander (Abb. 7). Der *M. sternomastoideus* ist an seinem Ursprung höchstens 1,5 mm breit. Er wird nach vorne hin etwas breiter und seine Breite beträgt in der Mitte etwa 7 mm. Von der Ventralseite gesehen, deckt er die hintere proximale Ecke des *M. stylohyoideus*; an dieser Stelle ist seine Unterseite mit einem dünnen Sehnenblatt versehen, das sich gleich den Muskelfasern am Processus mastoideus befestigt. Im übrigen kann die Insertion etwas verschieden in ihrer Ausdehnung sein, indem sie das ganze distale Ende des Proc. mastoideus umfassen kann, wodurch dann der *M. stylohyoideus* vom Processus abgedrängt wird.

M. cleidomastoideus (Abb. 6 und 7)

Ursprung: Am Processus mastoideus, mit Ausnahme seines distalen Endes, das vom *M. sternomastoideus* eingenommen ist. Der Ursprung liegt an der lateralen Kante des Processus, sowie ventral zugleich auf dessen Hinterfläche. Dieser Ursprung berührt kaudal ein Stück der Anheftung der epaxonischen Halsmuskulatur (Abb. 7).

Anheftung: Ungefähr das mittlere $\frac{1}{3}$ des knöchernen Teiles der Clavicula. Die Anheftung liegt auf ihrer kranialen Fläche, reicht aber auch etwas auf ihre dorsale und ihre ventrale Fläche (Abb. 6).

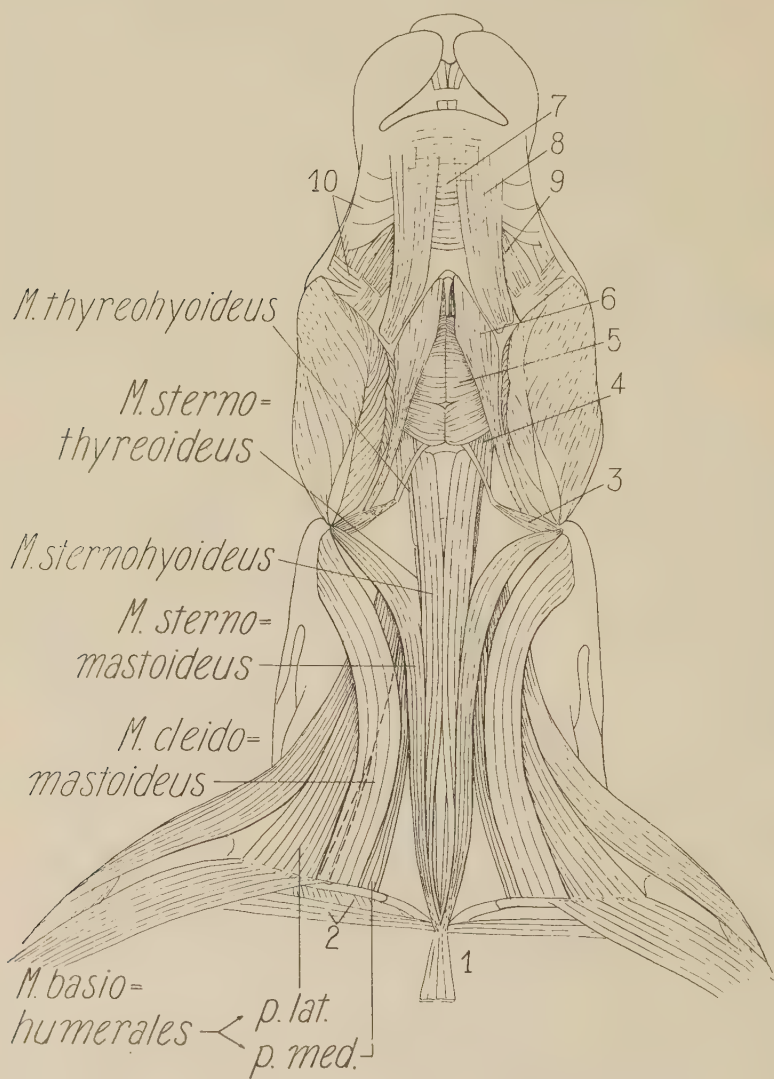


Abb. 6. *Kaninchen R.* Die Ventralseite von Hals und Kopf, die oberflächliche Muskelschicht zeigend, nachdem das meiste der Facialis-muskulatur entfernt ist. Die gestrichelte Linie im rechten *M. cleido-mastoideus* gibt die Grenze zwischen den beiden Portionen des innerhalb liegenden *M. basiohumeralis* an. 1) Zurückgebogener Stumpf des *Sphincter colli prof. p. auris*; 2) *M. pectoralis*; 3) *M. stylohyoideus*; 4) *M. hyoglossus*; 5) *M. mylohyoideus*; 6) *M. biventer mandibulae*; 7) *M. buccinatorius p. orbicularis*; 8) *M. mandibulo-labialis*; 9) *M. intermedio-mandibularis*; 10) Portionen im *M. buccinatorius*

Der *M. cleidomastoideus* ist ein langer, flacher Muskel mit parallel verlaufenden Fasern; sein ventro-kranialer Rand ist gewöhnlich ausgesprochen kräftiger als sein dorso-kaudaler Rand, der namentlich gegen den Schädel zu recht dünn werden kann. Die Breite nimmt meistens vom Ursprung zur Anheftung etwas ab; z. B. war das abgebildete Exemplar 12 mm über der Mitte, aber nur 7 mm an der Insertion auf der Clavicula. Der *M. cleidomastoideus* liegt im kranialen Teil seines Verlaufes dicht am *M. sternomastoideus*; im kaudalen Teil bilden die beiden Muskeln hingegen einen spitzen Winkel. Gleichzeitig deckt der *M. cleidomastoideus* den größten Teil (an der Insertion auf der Clavicula etwa $\frac{2}{3}$) des *M. basiohumeralis p. medialis*, soweit diese Portion sich vorfindet. Außerdem deckt das kraniale Ende einen Teil der epaxionischen Halsmuskulatur (Abb. 7).

Kranial liegen der *M. cleidomastoideus*, der *M. sternomastoideus* und die kraniale Portion des *M. trapezius* in einer gemeinsamen Bindegewebsplatte, oder, um es anders auszudrücken, es sind ihre Ränder durch dünne, aber deutliche Bindegewebsplatten verbunden, und zwar so innig, daß bei auch nur leichtem Heben des einen Muskels die beiden andern mitfolgen. Die Bindegewebsplatte zwischen *M. cleidomastoideus* und der kranialen Portion des *M. trapezius* ist nahe dem Schädel am kräftigsten: sie verschwindet, wo sich der vordere Rand des *M. trapezius* mit dem dorsalen Rand des *M. levator scapulae major* kreuzt, gänzlich oder wird hautdünn. Zwischen *M. cleidomastoideus* und *M. sternomastoideus* ist die Bindegewebsplatte hingegen kaudal von festerer Beschaffenheit und reicht so weit nach hinten, daß sie auf die Höhe der Clavicula kommt. Hier kommt die Vena jugularis externa zwischen diesen beiden Muskeln zum Vorschein, und sie und ihre beiden großen Verzweigungen, die V. facialis anterior und V. facialis posterior verlaufen teils auf der Bindegewebsplatte, teils auf den ventralen Flächen der beiden Muskeln.

Es können mitunter Abweichungen in diesem typischen Bild des *M. cleidomastoideus* vorkommen. Bei dem hier abgebildeten Exemplar war z. B. der dorso-kraniale Teil ziemlich fest mit dem *M. trapezius* verbunden, namentlich auf der linken Seite. Die hintersten Muskelfasern gingen nicht vom Proc. mastoideus aus, sondern vom Bindegewebe über den dorsalen Halsmuskeln. Ähnliche Verhältnisse machten sich auf der rechten Seite geltend (Abb. 7).

M. basiohumeralis, Krause

Syn.: *M. basiohumeralis* (transverso-scapularis), Gerhard
(Abb. 6—8)

Ursprung: Gemeinsam mit dem *M. levator scapulae* auf der Ventralseite der Pars basilaris des Hinterhauptbeines vor dem Gelenkhöcker.

Anheftung: Ein Teil der dorsalen Fasern befestigt sich an dem lateralen Teil der Clavicula, die übrigen gehen in eine kurze Raphe über (Inscriptio), die zu dem *M. deltoideus* weiterläuft (Abb. 6 und 8).

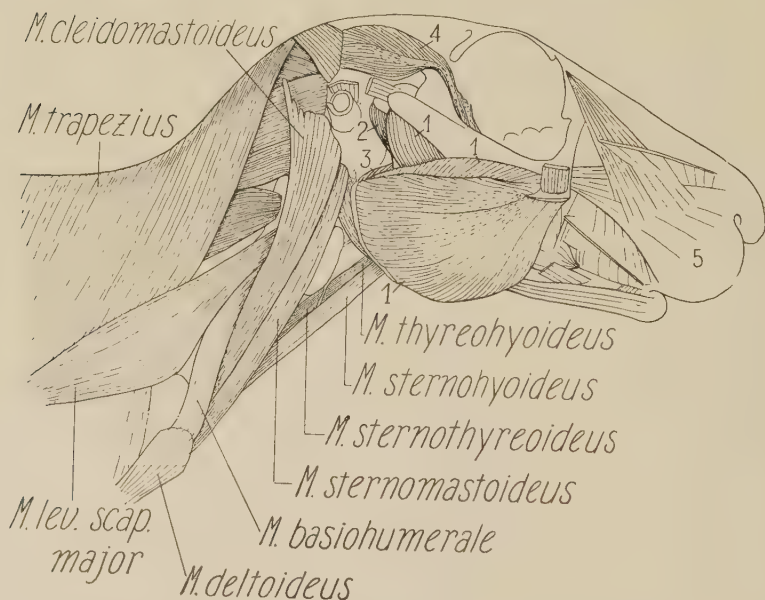


Abb. 7. *Kaninchen R.* Rechte Seite von Kopf und Hals, die oberflächlichen Muskeln zeigend, nachdem der größte Teil der Facialis-muskulatur entfernt ist. 1) *M. masseter*; 2) *M. pterygoideus ext.*; 3) *M. pterygoideus internus*; 4) *M. temporalis*; 5) Facialis-muskeln vor dem Masseter. Zwischen *M. temporalis*, *M. trapezius*, *M. levator scapulae major* und *M. cleidomastoideus* sind mehrere Portionen der epaxonalen Halsmuskulatur sichtbar

Der *M. basiohumeralis* und der *M. levator scapulae* scheinen in ihrer kranialen Hälfte auf den ersten Blick nur einen Muskel zu bilden; erst vor dem Schultergelenk weichen sie etwas voneinander, indem der *M. levator scapulae major* dorsal zu dem Gelenk, der *M. basiohumeralis* ventral zu demselben verläuft. Sie liegen in derselben Bindegewebsumhüllung, die in der Schulterregion

zu einer dünnen Haut wird und an die Spalte zwischen den beiden Muskeln ausfüllt. Diese Bindegewebshaut setzt sich kaudal zwischen dem *M. levator scapulae major* und dem *M. deltoideus* fort (Abb. 7 und 8).

Die Fasern des *M. levator scapulae major* gehen an der Schädelbasis vom kaudalen Teil einer sehr kräftigen Sehnenplatte aus; und vom kranialen Teil dieser Sehnenplatte entspringt der *M. basiohumeralis*. Die Sehnenplatte selbst entspringt von der Pars basilaris des Nackenbeines, ein wenig hinter der Synchondrosis sphenobasilaris. Ihr Ursprung ist schmal und kann verschiedene Formen haben; er kann z. B. einen quergestellten Steifen oder auch einen Winkel bilden, mit dem einen Schenkel quer, dem anderen entlang der Längsachse des Kopfes und die Winkelöffnung der Bulla zugewendet. Jedenfalls liegt der Ursprung im großen ganzen gesehen kranial und kaudal umschlossen von der Insertion des *M. rectus capitis anticus major* s. *longus capitis*, Krause, einerseits, und der des *M. rectus capitis minor* s. *anticus*, Krause, andererseits. Nahe dem Schädel umschließt der *M. basiohumeralis* in der Regel den hier liegenden Teil des *M. levator scapulae major*, mit Ausnahme seiner dorsalen Seite. Der *M. basiohumeralis* ist ein schlanker, bandförmiger Muskel mit ungefähr parallelem Faserverlauf. Er liegt innerhalb des *M. cleidomastoideus* und *M. sternomastoideus*, mit welchen er sich unter spitzen Winkeln kreuzt. Er wird vom *M. deltoideus* durch eine quergestellte Raphe getrennt. Die tiefsten (dorsalen) Fasern der medialen Hälfte des Muskels inserieren auf der ventralen Fläche der Clavicula, die oberflächlichen, sowie die Fasern der lateralen Hälfte des Muskels inserieren in der oben erwähnten Raphe. Die Raphe ist eine kurze, straffe und fascienähnliche Bindegewebsplatte, die vom *M. deltoideus* ausgeht und an der Clavicula inseriert; auf der ventralen Fläche dieser Faszie inserieren die Muskelfasern des *M. basiohumeralis* (Abb. 6). Der von der Ventralseite sichtbare laterale Teil der Raphe liegt etwas kaudal zur Clavicula. Der *M. basiohumeralis* und dessen Fortsetzung, der *M. deltoideus*, gehen oft unter der Bezeichnung *M. brachiocephalicus*, und sie sind zweifellos von gemeinsamem Ursprung. Sie werden auch beide vom IV. Cervicalnerv innerviert.

Bisweilen kann der *M. basiohumeralis* aus zwei selbständigen Muskeln bestehen (Abb. 6), die kranial dicht aneinander liegen, sternal hingegen etwas voneinander weichen, so daß eine spitz-

winkelige Öffnung zwischen ihnen entsteht; diese Öffnung ist durch eine Bindegewebshaut geschlossen. Der Ursprung am Schädel ist regelrecht. Die laterale Portion entspricht ziemlich genau der des oben beschriebenen *M. basiohumeralis*, sowohl was Ursprung, Insertion und Verlauf usw. betrifft. Es können Fasern von dieser Portion an die mediale Portion laufen und umgekehrt. Die mediale Portion ist in der Nähe des Schädels breit und dünn und reicht hier ganz auf die Medialseite der lateralen Portion. Die mediale Portion ist im ganzen etwas zarter als die laterale. Nur die lateralen Fasern gehen von der Sehnenplatte aus; die medialen Fasern entspringen vom Bindegewebe der lateralen Portion. Die beiden Portionen liegen, wie bereits erwähnt, im größten Teil ihres Verlaufes dicht aneinander, so daß die mediale Portion medial und ventral von der lateralen Portion zu liegen kommt. Die Fasern divergieren schwach gegen die Anheftung hin. Die mediale Portion inseriert an der Clavicula, medial von der lateralen Portion. Die Insertion ist auch dorsal zur Insertion des *M. cleidomastoideus* gelegen, d. h. auf der vorderen, dorsalen Kante des knöchernen, mittleren Teiles der Clavicula. Nur das kleine Stück des Muskels, das medial zum *M. cleidomastoideus* liegt, inseriert auf der Ventralseite der Clavicula in medialer Fortsetzung dieses Muskels. An der Anheftung wird die mediale Kante der lateralen Portion, sowie der größte Teil der medialen Portion vom *M. cleidomastoideus* überlagert.

M. levator scapulae major, Krause

Syn.: *M. levator scapulae* (major), Gerhard (Abb. 6—8)

Ursprung: Auf der Ventralseite der Pars basilaris des Hinterhauptbeines, gemeinsam mit dem *M. basiohumeralis*.

Anheftung: Muskuläre Anheftung am Acromion auf der Spitze des Processus hamatus.

Der *M. levator scapulae major* (Abb. 7 und 8) erstreckt sich von der Schulterregion bis zur Basis des Schädels; er liegt in derselben Bindegewebsschicht wie der *M. basiohumeralis*, mit dem er etwas vor dem Schultergelenk unter einem spitzen Winkel zusammenstößt; besonders innig ist die Verbindung der beiden Muskeln dort, wo sie Seite an Seite verlaufen. Gegen den Schädel zu ist der *M. levator scapulae* auf die Dorsalseite des *M. basiohumeralis* getreten und innig mit ihm verbunden. Mitunter können abgespal-

tene Faserbündel vorkommen, die mit dem *M. basiohumeralis* verbunden sind und mit ihm in kranialer Richtung verlaufen, also ganz die gleichen Verhältnisse wie beim *M. basiohumeralis*, wenn er mit zwei Portionen auftritt. Der kraniale Teil dieser beiden Muskeln bildet scheinbar eine morphologische Einheit; sie können voneinander getrennt werden, aber nur dann, wenn die Präparation von hinten beginnt. Der *M. levator scapulae* lagert

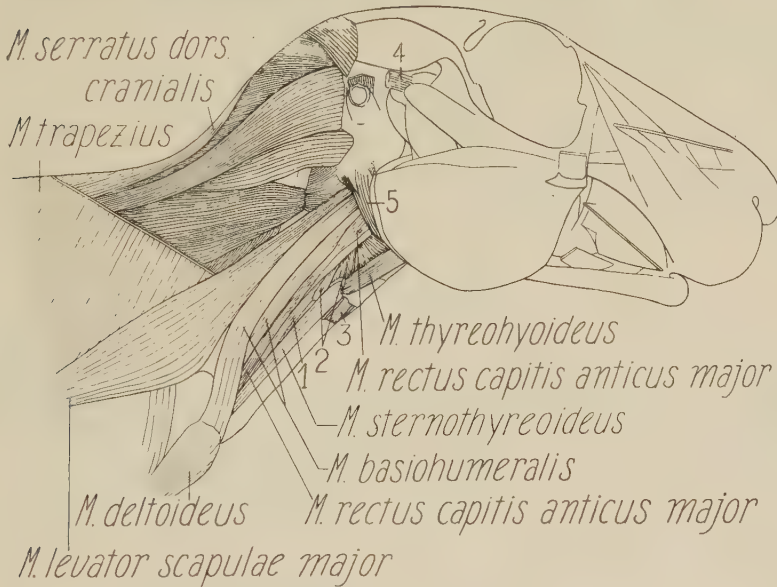


Abb. 8. *Kaninchen R.* Rechte Seite von Kopf und Hals. Ein Teil des *M. trapezius*, sowie der ganze *M. sternomastoideus*, *M. cleidomastoideus* und *M. sternohyoideus* sind entfernt. 1) Speiseröhre; 2) *M. constrictor pharyngis*; 3) *M. cricothyreoideus*; 4) *M. mandibulo-auricularis*; 5) *M. stylohyoideus* major. Dorsal zum *M. levator scapulae* major kommen die Portionen in der epaxonischen Muskulatur des Halses zum Vorschein

unter dem Schädel medial zur Bulla; medial zum *Processus paramastoideus* verbindet sich der Muskel mit der Ventralseite einer kräftigen Sehnenplatte, an deren kranialen Teil der *M. basiohumeralis* angeheftet ist. Die Sehnenplatte geht von der Unterseite der *Pars basilaris* des Hinterhauptbeines aus, umgeben vom Ursprung des *M. rectus capitis anticus s. longus capitis*, Krause, und des *M. rectus capitis anticus minor s. anticus*, Krause (vgl. auch unter *M. basiohumeralis*).

Die Fasern des Muskels divergieren gleichmäßig in kaudaler Richtung gegen die Schulter zu und werden in diesem Verlauf

durch die Verbindung des Muskels mit dem M. basiohumeralis und dem M. trapezius festgehalten; dann konvergieren die Fasern recht stark auf die Insertion zu. Die dorsale Kante ist mit ihrer kaudalen Hälfte innig mit dem M. trapezius verknüpft, sie stoßen unter einem spitzen, vorne offenen Winkel zusammen. Kaudal zum Scheitel des Winkels schiebt sich der M. levator scapulae major allmählich bis $\frac{1}{2}$ cm über den ventralen Rand des M. trapezius hinüber; sein dorsaler Randteil heftet sich durch Bindegewebe so fest an den Trapezius, daß man bei einer oberflächlichen Betrachtung leicht den Eindruck bekommt, es handle sich um eine kraniale Spaltung eines einzigen Muskelindividuums.

Der M. levator scapulae major liegt wie bei dem M. basiohumeralis mit seinem kranialen Teil medial zum M. cleidomastoideus und M. sternomastoideus.

Zusammenfassung

Es wird eine morphologische Besprechung der subvertebralen Halsmuskulatur und der ventro-lateralen, mit dem Schulterblatt verbundenen Halsmuskeln gegeben. Die ventralen, hypaxonischen Halsmuskeln werden erwähnt, und das Diaphragma ausführlich behandelt. An die Darstellung knüpfen sich Bemerkungen über die phylogenetischen Verhältnisse und die Innervation der besprochenen Muskulatur.

Literaturverzeichnis

Ellenberger, W. und Baum, H.: Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891. — Dies.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin 1932. — Forster, A.: Beitrag zur Morphologie des Scalenusystems und des M. sterno-costalis. Zeitschrift für Morphologie und Antropologie **19** (1915). — Gerhard, U.: Das Kaninchen. Leipzig 1909. — Krause, W.: Die Anatomie des Kaninchens in topographischer und operativer Rücksicht. Leipzig 1884. — Meinertz, Thydsen: Das Rectussystem beim Kaninchen. Morph. Jb. Bd. 96 (1955). — Ders.: Die Intercostalmuskulatur und seine Derivate beim Kaninchen. Morph. Jb. Bd. 96 (1955).

Das Facialisgebiet beim Elch (*Cervus alces*)

Von

Thydsen Meinertz

Mit 29 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 20. April 1955)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	524
Technik und Material	524
Die superficielle Facialismuskulatur beim Elch	525
I Sphincter colli superficialis.	525
II Platysma und seine Derivate	526
A. Platysma	526
1. Platysma myoides	527
2. Platysma cervicale	529
B Die retro-auriculäre Muskulatur.	530
1. Die cervico-auriculäre Muskulatur	531
2. Mm. auriculares proprii	531
III. Sphincter colli profundus und seine Derivate	548
1. Pars auris	548
2. Pars intermedia und ihre Derivate	549
A. Die präauriculäre Muskulatur	549
1. Die superficielle Muskelschicht	550
2. Die tiefe Muskelschicht	558
3. Die lateralen Mm. auriculares proprii	567
B. Die orbito-nasale Muskulatur	569
1. Pars palpebralis	573
2. Pars oris und ihre Derivate	573
Nervus facialis	585
Zusammenfassung	593

Einleitung

Mit meinen zahlreichen Arbeiten über das oberflächliche Facialisgebiet der Säugetiere verfolgte ich den Zweck, die Muskel- und Nerventopographie der Arten eingehend und in so vielen systematischen Gruppen und Differenzierungen als möglich darzulegen, um dadurch Klarheit zu verschaffen, auf welchen Wegen die Entwicklung und Differenzierung vor sich gegangen sein mag. Um dieser Aufgabe gerecht zu werden, ist natürlich die erste Bedingung, daß man eine möglichst große Anzahl von Typen kennengelernt hat, aber auch Variationen innerhalb der Type selbst können in höchstem Grad nützlich und aufschlußreich werden. Vom genetischen Gesichtspunkt gesehen, läßt sich schon heute eine Klärung der Probleme erkennen, was bereits in meiner Arbeit „Das oberflächliche Facialisgebiet der Nager“ 1941, angedeutet wurde. Was die Differenzierung von Muskelplatten in mehrere Muskelindividuen betrifft, dürfte die eine Seite des Problems, nämlich die mechanische Einwirkung, im großen und ganzen festgelegt sein, da jede der bisher untersuchten Tierformen Beweise für sie abgegeben hat. Auch der Elch, die hier zur Besprechung kommende Form, verhält sich so.

Technik und Material

Betreffs der angewandten Technik wird auf Angaben in meinen früheren Arbeiten über das Facialisgebiet bei den Säugetieren hingewiesen. Eine eingehende Darstellung meiner Salpetersäuremethode bringt die Abhandlung „Die Hautmuskultur der Säugetiere. I. *Cavia cobaya*“ 1932 und „II. Das Kaninchen I“, 1935, sowie „Das oberflächliche Facialisgebiet der Nager“, 1941.

Beim Elch ist die Salpetersäuremethode aus praktischen Gründen stark modifiziert worden; nur besonders schwierige Felder wurden einer lokalen Einwirkung mit warmer 20%iger Salpetersäure ausgesetzt und zwar zu wiederholten Malen (vgl. auch die Abhandlung über *Dicrostonyx groenlandicus*, 1941). Durch dieses Verfahren erreicht man, daß die Nervenzweige sich leichter verfolgen lassen, daß die Präparationsarbeit weniger Zeit in Anspruch nimmt, und daß das Ergebnis ein sicheres wird. Ein binokuläres Präparationsmikroskop kam zur Anwendung bei der Untersuchung der Nervenversorgung und in weitem Ausmaß auch bei der Muskeltopographie.

Das vorliegende Material, der Kopf einer erwachsenen Elchkuh, wurde mir von Direktor Johan Hansen, Kopenhagen, wohlwollendst überlassen, und ich bringe ihm hiermit meinen herzlichsten Dank zum Ausdruck.

Der Kopf war dicht am Hinterhauptloch abgetrennt, wodurch der hintere Teil des Platysma und der Pars auris entfernt worden waren. Das Objekt war für eine Untersuchung der Muskeltopographie außerordentlich wohlgeeignet, hingegen war es für Nervenuntersuchungen wegen seines reichlichen Vorkommens von Fettgewebe weniger geeignet. Es gelang daher auch nicht, alle Innervationsverhältnisse an dem vorliegenden Kopf zu klären; übrigens soll in diesem Zusammenhang erwähnt werden, daß es gewöhnlich eines recht großen und wohlgeeigneten Materials bedarf um eine detaillierte und vollständige, topographische Übersicht vom Nervus facialis durchzuführen.

Die superfizielle Facialismuskulatur beim Elch (*Cervus alces*)

In noch höherem Grad als beim grönländischen Moschusochsen (1954) zeigt die Facialismuskulatur des Elchs viele selbständige Muskelindividuen und nur wenige, unvollständig differenzierte Muskelplatten (z. B. in der Pars oris-Region und in der retro-aurikulären Muskulatur vorkommend). Der Elch stellt also hinsichtlich des Facialisgebietes eine ziemlich spezialisierte Säugetiergruppe dar. Nur bei einem Teil der Nager (*Dicrostonyx groenlandicus*, *Arvicola terrestris*, *Epimys norvegicus* u. a.) kommt eine Differenzierung da allerdings in eine weit größere Anzahl von Muskelindividuen vor; und zwar gilt dies namentlich für die Pars oris-Region. Die Innervationsverhältnisse sind hier im Prinzip dieselben wie bei *Carnivora* (Huber), *Rodentia* (Meinertzt) und den Moschusochsen (Meinertzt). Es kommt daher hier auch die gleiche Einteilung der Facialismuskulatur wie bei diesen Säugetiergruppen zur Anwendung, nämlich: I. *Sphincter colli superficialis*, II. *Platysma* und seine Derivate, und III. *Sphincter colli profundus* und seine Derivate. Die ganze vorliegende Untersuchung ist am Kopf einer erwachsenen Elchkuh durchgeführt.

I. *Sphincter colli superficialis*

Der *Sphincter colli superficialis* ist bei den Säugetieren sehr oft verschwunden, und auch beim Elch ist er nicht vorhanden. Diese

Reduktion oder gänzliches Verschwinden des Sph. colli superf. ist sehr interessant, und namentlich daher, weil man annehmen muß, daß der Sph. colli superf. oder richtiger sein Ursprung, der *Sphincter colli primitivus*, das Ausgangsmaterial für die Gesichtsmuskulatur der Säugetiere gebildet haben muß. Diese Annahme wird durch die Untersuchungen von E. Huber über die Katze unterstützt (1918). In diesen wird nachgewiesen, daß der Sph. colli primitivus nicht nur mit dem voranliegenden Sph. colli superf., sondern auch mit dem Platysma cervicale in Verbindung steht.

Unter den Nagern tritt bei einzelnen Arten (*Cricetus*, *Cavia*, *Epimys*, *Arvicola* u. a.) anscheinend ein oberflächlicher Sphincter colli auf; indessen handelt es sich hier um den oberflächlichen Teil eines profunden Sphincter colli, dessen distale, gegenseitige Faserenden sich in der Ventro-Medianlinie kreuzen. Beim Kaninchen (1935) und Hasen (1936) gibt es aber einen wirklichen, wohlentwickelten Sph. colli superf. und der kaudale Teil dieses Sphincter verläuft hinten in der Halsregion als Ring. Er erinnert stark an einen primitiven Sphincter colli und muß vermutlich als Rest eines solchen betrachtet werden.

II. Das Platysma und seine Derivate

A. Platysma

Nach der Haupteinteilung ist das Platysma die mittelste Schicht der Facialismuskulatur. Die Verhältnisse sind jedoch keineswegs so einfach und schematisch, wie diese Einteilung es angibt. Ist kein Sph. colli superficialis zur Stelle, so wird das Platysma in der Tat die äußerste Muskelschicht. Nebst dem oberflächlichen, an Seite von Kopf und Hals liegenden *Platysma moides* besteht das *Platysma* oft noch aus einem tieferen, in der Nackenregion liegenden *Platysma cervicale*. Beide dieser Muskelportionen finden sich beim Elchtier, wogegen das *Platysma cervicale* bei dem von mir früher untersuchten grönländischen Moschusochsen fehlte (1954). Sie treten bei zahlreichen Formen auf und dann mit dem typischen topographischen Bild einer Kreuzung der Muskelfasern an der Seite des Halses. Beim Elch geht das *Platysma cervicale* nicht so weit auf der Seite des Halses hinab, und das *Platysma myoides* wieder nicht so hoch hinauf, daß die Muskelfasern zu einer Kreuzung kommen, daher macht das *Platysma cervicale* den Eindruck, daß es in topographischer Hinsicht zur cervico-auriculären Muskulatur gehört.

1. *Platysma myoides* (Abb. 1 und 2)

Der Kopf unseres Objektes war zunächst dem Hinterhauptloch abgetrennt; da hierdurch der größte Teil des Halses nicht zu unserer Verfügung stand, ließ es sich nicht feststellen wie weit hinten auf dem Hals das *Platysma myoides* seinen Ursprung hat (Abb. 1 und 2). Die Muskelfasern verlaufen im *Platysma myoides* stark divergierend vom Ursprung zur Anheftung. Das Insertionsfeld er-

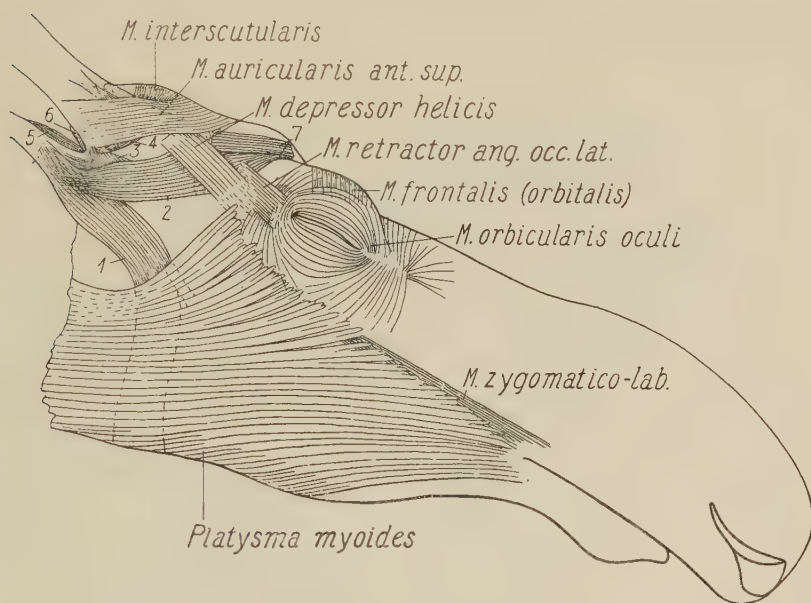


Abb. 1. *Cervus alces*, rechte Seite, die Ausdehnung des *Platysma myoides*, des *M. orbicularis oculi*, sowie der oberflächlichen, präaurikulären Muskulatur zeigend. 1 = *Sph. colli prof. p. auri*; 2 = *M. auricularis ant. inferior*; 3 = *M. tragohelecinus*; 4 = *M. subscutulo-auricularis intermedius caudalis*; 5 = *M. antitragicus*; 6 = *M. helcis*; 7 = *M. fronto-scutularis*

streckt sich von der hintersten Kante der Orbita bis zum Mundwinkel. Unter dem hintersten Teil des Kopfes erstreckt sich das *Platysma* bis auf die Ventralseite hinein. Doch erreicht keine der Muskelplatten die Ventro-Medianlinie; vorne wird der ventrale Rand des Muskels von der Lateralseite sichtbar. Im dorso-caudalen Feld liegen die Muskelfasern schütterer als im übrigen Teil; hingegen liegen sie im ventralen Feld ziemlich dicht, und damit ist die Muskelplatte hier kräftiger geworden. Im dorsalen Teil rücken die Muskelfasern in die Nähe des *M. depressor helcis* und *M. retractor anguli oculi lateralis* vor, und außerdem läuft ein

Teil der Fasern über den *M. orbicularis oculi* hinein. Im ventro-oralen Teil der Muskelplatte reichen die Fasern ein kleines Stück über den oralen Teil des *M. zygomatico-labialis* hinein, während der hintere Teil dieses Muskels ganz verdeckt ist (Abb. 1).

Im dorso-caudalen Teil der Muskelplatte ist der fleischige Teil ziemlich kurz. Am kaudalen Rand setzen sich die Muskelfasern in

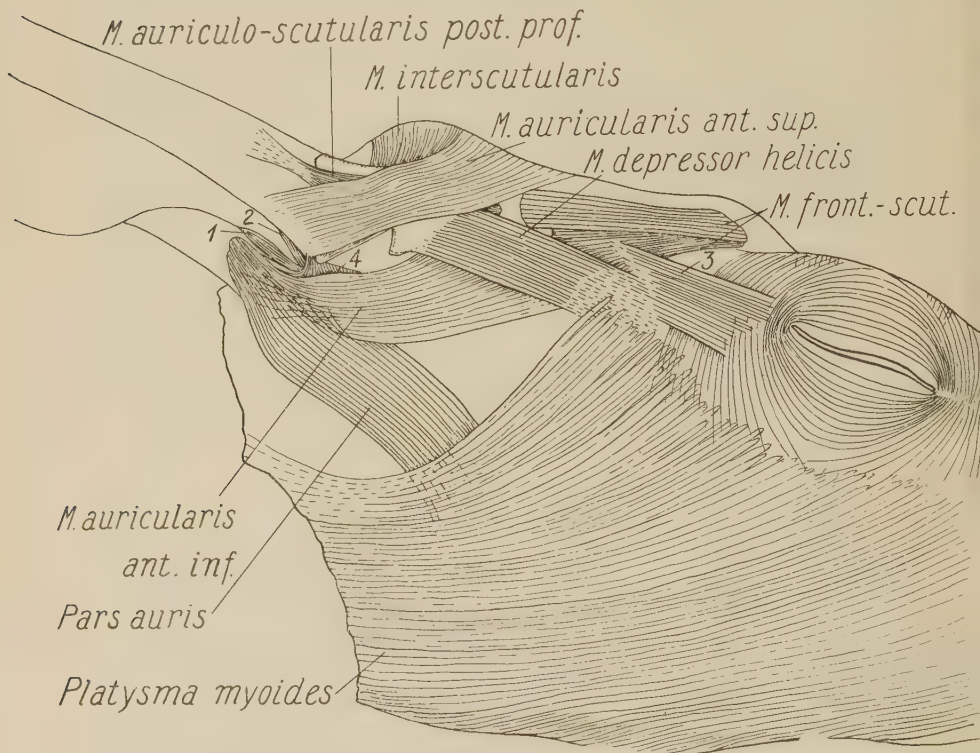


Abb. 2. *Cervus alces*, rechte Seite, die oberflächliche, präauriculäre Muskulatur, sowie den Hauptteil des *Platysma myoides* und *M. orbicularis oculi* zeigend. 1 = *M. antitragicus*; 2 = *M. helcis*; 3 = *M. retractor anguli oculi lat.*; 4 = *M. trago-helcinus*.

caudaler Richtung in einer dünnen Sehnenplatte fort (Abb. 1), was darauf hindeutet, daß der Muskel nicht sehr weit in der Nacken-region hinaufreicht.

Der laterale und ventrale Teil der Platte ist auf der Schnittfläche fleischig, womit die unmittelbare Betrachtung erkennen läßt, daß das *Platysma myoides* beim Elch sich merkbar weiter nach hinten erstreckt als beim Moschusochsen (Meinertz 1954).

2. *Platysma cervicale* (Abb. 3, 6 und 7)

Das *Platysma cervicale* entspringt teils am Ligamentum nuchae, teils am Nackenbein. Das Ursprungsfeld reicht fast bis ganz an die vordere Kante des Ursprungsfeldes des *M. cervico-auricularis med.* Der Ursprungsteil, der etwa $\frac{1}{3}$ der Länge des Muskels beträgt, besteht ausschließlich aus einer sehr dünnen Sehnenplatte, deren

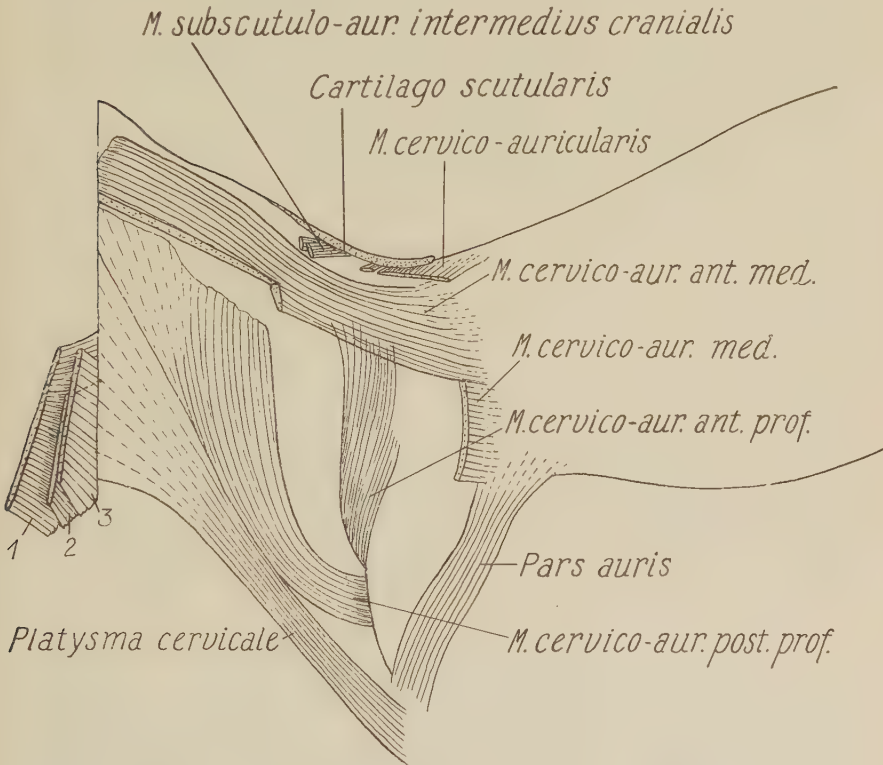


Abb. 3. *Cervus alces*, rechte Seite, die tiefe Schicht in der cervico-auriculären Muskulatur, sowie das *Platysma cervicale* von hinten zeigend. 1 = *M. cervico-auricularis*; 2 und 3 = die tiefe und die oberflächliche Portion im *M. cervico-scutularis*

Fasern stark auf die Anheftung an der Seite des Halses zu konvergieren. Vorne setzt sich die Sehnenplatte im Muskel direkt in eine dem *M. cervico-auricularis post. prof.* zugehörige Sehnenplatte fort. Zwischen diesen beiden Sehnenplatten besteht keine Trennung.

Das *Platysma cervicale* verläuft in lateraler Richtung gerade hinter dem Ohr auf der Seite des Halses hinab. Es ist der einzige

„retro-auriculare“ Muskel, der nicht mit dem Ohrknorpel in Verbindung steht. Das ventrale Ende des Muskels schreitet über die Pars auris hinab, worauf sich die Fasern sehr schnell im Bindegewebe verlieren. Nach dieser topographischen Einreihung als dem caudalen der profunden Muskeln, sowie wegen der fehlenden Verbindung mit dem Ohrknorpel, fällt es natürlich, diesen Muskel als *M. platysma cervicale* zu bezeichnen. Er entspricht mit seiner Lage genau jenem Muskel bei anderen Tierformen. Die Muskelplatte ist relativ schmal, etwa 1—1½ cm breit. Im Insertionsgebiet reichen die Muskelfasern fast bis zu den dorsalen Fasern im *Platysma myoides* hinab. Der Muskel gehört, wie bereits erwähnt, zu der profunden Muskelschicht und wird in seinem Ursprung direkt vom *M. cervico-auricularis post. med.* überlagert (Abb. 7).

Wenn der Ursprungsteil des *Platysma cervicale*, d. h. das proximale Drittel desselben, in eine Sehnenplatte umgewandelt ist, deren laterale Begrenzung vom caudalen Rand des *M. cervico-auricularis* (Abb. 6) bestimmt wird, so stehen wir hier wieder vor einem Fall von Druckwirkung auf eine Muskelplatte. Es läßt sich nämlich voraussetzen, daß der *M. cervico-auricularis* durch eine Kontraktion ziemlich stark auf die Unterlage, d. h. auf den proximalen Teil des *Platysma cervicale* drückt, und zweifellos durch diesen Druck den Teil der Platte zu einer Sehnenplatte reduziert hat.

B. Die retro-auriculäre Muskulatur

Der Elch hat außerordentlich wohlentwickelte und noch kräftigere Ohren als der Moschusochse. Wie dieser hat er deshalb eine stark differenzierte retro-auriculäre Muskulatur, von welchen die cervico-auriculären Muskeln sich fast alle dadurch auszeichnen, daß sie sehr kräftig sind.

Die retro-auriculäre Muskulatur zeigt eine ausgesprochene Übereinstimmung mit der entsprechenden Muskulatur bei sowohl dem Moschusochsen (Meinertz, 1954) wie unseren Haustieren von der Huftiergruppe.

Die retro-auriculäre Muskulatur teilt sich in zwei natürliche Gruppen, nämlich in die cervico-auriculären Muskeln, die von der Nackenregion entspringen und zum Ohrknorpel gehen, sowie die *Mm. auriculares proprii*, die gewöhnlich kleine Muskeln

sind, und fast immer sowohl Ursprung wie Anheftung am eigentlichen Ohrknorpel haben.

Die retro-auriculäre Muskulatur besteht beim Elch aus folgenden Muskelindividuen:

1. Die cervico-auriculäre Muskulatur:

1. Schicht: *M. cervico-occipitalis*
M. cervico-scutularis
M. cervico-auricularis.
2. Schicht: *M. occipito-auricularis anterior medius*
M. cervico-auricularis medius
M. cervico-auricularis posterior medius.
3. Schicht: *M. cervico-auricularis anterior profundus*
M. cervico-auricularis posterior profundus.

2. *Mm. auriculares proprii*:

- M. transversi et obliqui*
- M. antitragicus*
- M. heliciis*
- M. mandibulo-auricularis.*

1. Schicht (Abb. 4, 5 und 6)

Die 1. Schicht besteht aus drei Muskelindividuen. Von diesen liegen *M. cervico-occipitalis* und *M. cervico-scutularis p. anterior* auf gleicher Ebene, während die *p. posterior* des letzteren und der *M. cervico-auricularis* etwas versenkt und unter den *M. cerv.-scut. p. ant.* eingeschoben sind (Abb. 5, 6).

M. cervico-occipitalis (Abb. 4, 5 und 6)

Der *M. cervico-occipitalis* entspringt vor dem *M. cervico-scutularis*. Die Muskelfasern gehen vom *Lig. nuchae* und vom Nackenbein aus. Die Fasern vom vordersten Teil des Ursprungs laufen ungefähr in nasaler Richtung, wogegen die vom caudalen Teil des Ursprungs ausgehenden Fasern in latero-cranialer Richtung gehen (Abb. 5). Die caudalen Fasern schreiten distal etwas unter den *M. cervico-scutularis* ein. Die Muskelplatte ist ziemlich dünn und besteht zum Teil aus schütter stehenden Muskelfasern, von welchen einige eine etwas unregelmäßige Richtung haben. Die Hauptmasse der Muskelplatte läuft unter den *M. interscutularis* ein (Abb. 4). Das distale Ende der Muskelplatte geht in dünne Sehnen- oder Bindegewebeplatten über, die teils ein Stück über den Schädel hinüber, teils gegen den medialen Rand der *Cartilago scutularis* weiter laufen. Es besteht jedoch keine direkte Verbindung mit

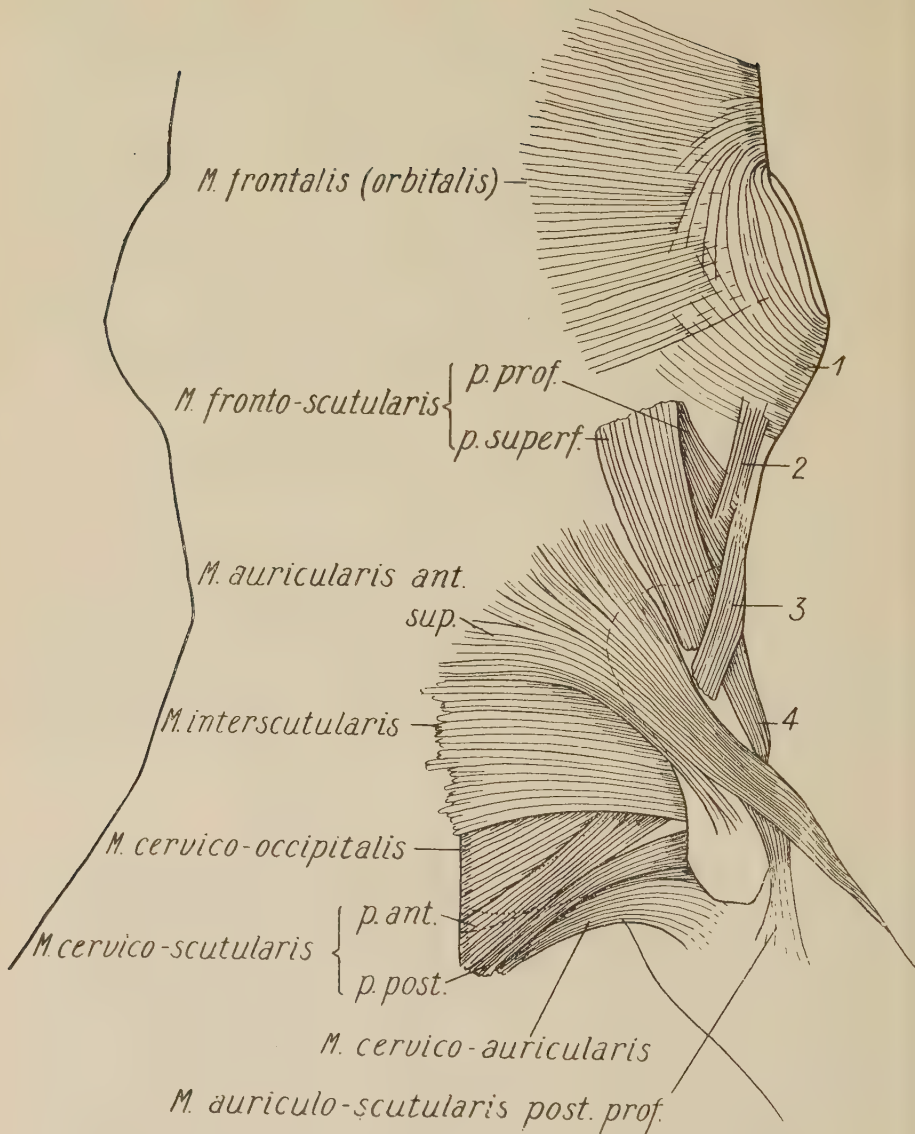


Abb. 4. *Cervus alces*, rechte dorsale Seite, die oberflächlichen, cervico-auriculären und präauriculären Muskeln, sowie die Muskeln um die Augenlidspalte zeigend. Die punktierten oder gestrichelten Linien geben die Konturen verdeckter Muskelteile, sowie die Cartilago scutularis an. 1 = *M. orbicularis oculi*; 2 = *M. retractor anguli oculi lateralis*; 3 = *M. depressor heliis*; 4 = *M. auricularis ant. inf.*

diesem Knorpel, doch kann der *M. cervico-occipitalis* durch seine Kontraktion wahrscheinlich zur Fixierung des Knorpels beitragen, und vor allem weil die medialen Faserenden des *M. subscutulo-auricularis intermedius cranialis* teilweise mit den kaudo-lateralen Faserenden desselben verflochten sind (Abb. 6).

M. cervico-scutularis (Abb. 4, 5, 6 und 10)

Der *M. cervico-scutularis* entspringt vom *Ligamentum nuchae* als caudale Fortsetzung des *M. cervico-occipitalis* (Abb. 5). Die Fa-

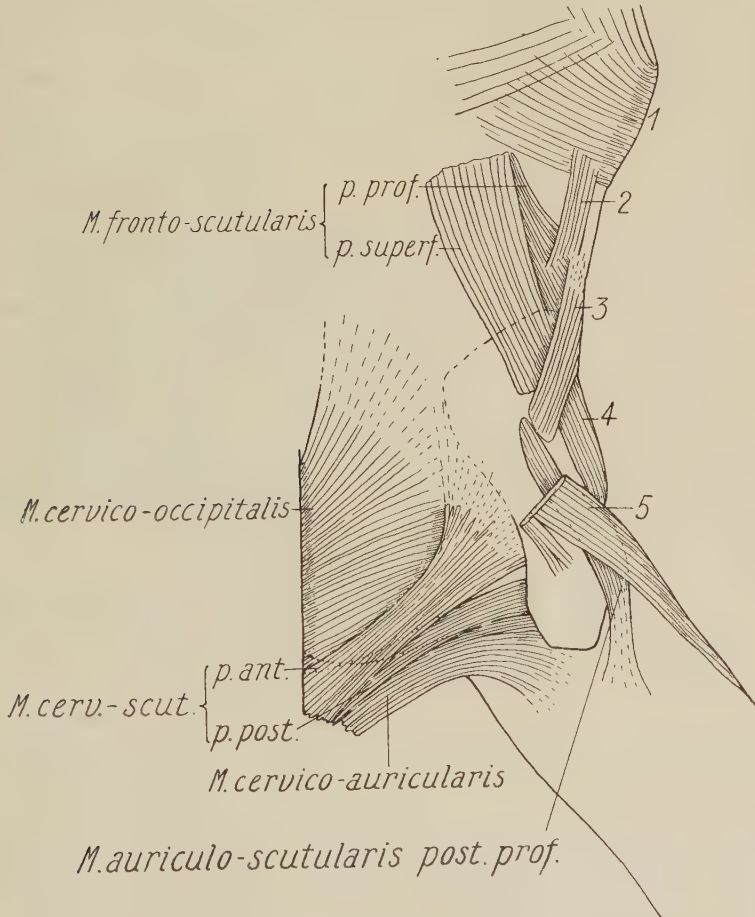


Abb. 5. *Cervus alces*, rechte dorsale Seite, die 1. Schicht in den cervico-auriculären Muskeln und einen Teil der präauriculären Muskeln zeigend. Der *M. interscutularis*, sowie der größte Teil des *M. auricularis ant. sup.* ist entfernt. Die punktierten oder gestrichelten Linien geben die Konturen der verdeckten Muskelteile, sowie die *Cartilago scutularis an.* 1 = *M. orbicularis oculi*; 2 = *M. retractor anguli oculi lat.*; 3 = *M. depressor helices*; 4 = *M. auricularis ant. inf.*; 5 = *M. auricularis ant. sup.*

sern der Muskelplatte verlaufen in latero-caudaler Richtung. Die vordersten $\frac{2}{3}$ der Fasern drehen zunächst der Cartilago scutularis in cranialer Richtung unter den M. interscutularis ein (Abb. 4). Das hinterste Drittel der Muskelfasern läuft mehr in lateraler Richtung und inseriert caudal auf der medialen Kante der Cartilago scutularis, sowie auf der Unterseite des caudalen Endes dieses Knorpels, zusammen mit einem Teil des M. subscutulo-aur. intermedius caud. (7 in Abb. 10). Zwischen den beiden Muskelportionen zeigt sich in der Nähe der Insertionen eine schmale Spalte (Abb. 4). Im Ursprungsfeld ist dieser Muskel sowohl mit dem voranliegenden M. cervico-occipitalis wie mit dem hinten und zum Teil darunter liegenden M. cervico-auricularis innig verknüpft.

Der M. cervico-scutularis ist bei dem untersuchten Elch in Wirklichkeit in zwei, ziemlich selbständige Muskelplatten geteilt, von welchen die vordere hier M. cerv. scut. p. anterior und die hintere M. cerv. scut. p. posterior genannt wird.

Der *M. cervico-scutularis p. anterior* nimmt die oben erwähnten vorderen $\frac{2}{3}$ des Muskels ein. Das distale Ende der medialen Hälfte der P. anterior läuft unter den M. interscutularis ein. Die Muskelfasern selbst setzen sich nur ein ganz kurzes Stück unter dem M. interscutularis (Druckwirkung) fort, um dann in eine sehr kräftige Bindegewebeplatte auf der Unterseite dieses Muskels überzugehen. Die laterale Hälfte der Muskelplatte tritt ebenfalls unter den M. interscutularis ein, aber die eigentlichen Muskelfasern gehen in die Bindegewebeplatte über, dicht am caudalen Rand des M. interscutularis.

Der *M. cervico-scutularis p. posterior* ist bei weitem der kräftigste, indem seine Dicke ungefähr das Doppelte der des P. anterior beträgt. Er ist auch der selbständigste Teil des Muskels.

Die *Pars anterior* bildet in ihrem Ursprung eine kaudale Fortsetzung des M. cerv.-occipitalis, während die *Pars posterior* ihren Ursprung am Ligamentum nuchae hat, innerhalb der caudalen Hälfte des Ursprungs der P. anterior liegend, aber etwas weiter nach hinten reichend. Dieses bringt mit sich, daß der proximale Teil der P. posterior teilweise von der P. anterior verdeckt wird (Abb. 6). Die Pars anterior ist ohne direkte Verbindung mit der Cartilago scutularis, während die Pars posterior das ganze oben erwähnte Insertionsfeld auf der C. scutularis inne hat (Abb. 10).

Im übrigen wird auf den Abschnitt unter M. subscutulo-aur. intermedius caudalis hingewiesen, wo das Verhältnis zwischen

diesem Muskel und dem *M. cervico-scutularis* p. post. näher besprochen wird.

M. cervico-auricularis (Abb. 4, 5, 6, 10 und 11)

Der *M. cervico-auricularis* ist ein ungewöhnlich kräftiger Muskel, der am Ligamentum nuchae innerhalb des *M. cervico-scutularis* entspringt (Abb. 6), wodurch sein größter Teil proximal

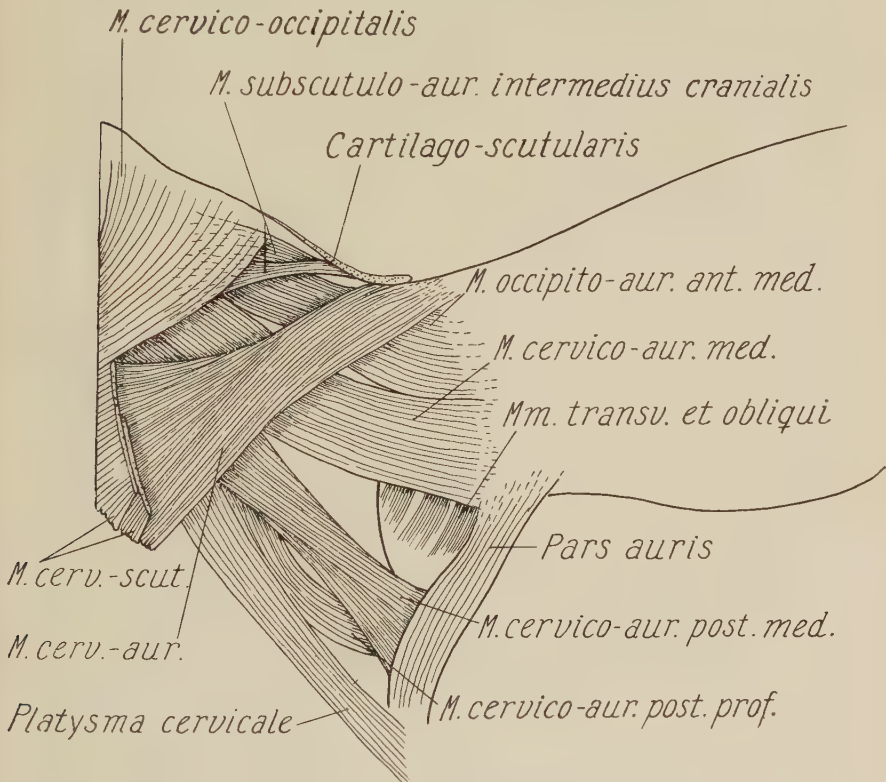


Abb. 6. *Cervus alces*, rechte Seite, von hinten gesehen, und die cervico-auriculäre Muskelschicht, wie das *Platysma cervicale* zeigend. Der *M. cervico-scutularis* ist entfernt

aurikulären Muskulatur gehört. Da aber der *M. cervico-auricularis* und die beiden anderen Muskeln der 1. Schicht fast dieselbe Faser-richtung haben und diese zu jener der Mediuschicht querläuft, von diesem überlagert wird (Abb. 5). Dieses topographische Verhältnis kann zu einer Überlegung veranlassen, ob dieser Muskel in die superfizielle Schicht oder in die Mediuschicht der cervico-

ist es natürlich, den Muskel der 1. Schicht zuzuschreiben, und dies ergibt sich auch aus dem unmittelbaren Eindruck.

Das Ursprungsfeld reicht so weit nach vorne, daß es etwas unter den Hinterrand des *M. cervico-occipitalis* hineinreicht und es hat vermeintlich in caudaler Richtung eine etwas größere Ausdehnung als der *M. cervico-scutularis* (Abb. 4 und 5). Der Faserverlauf geht vorwiegend in lateraler Richtung auf den basalen vordersten Teil der medialen Fläche des Ohrknorpels zu vor sich. Die Muskelfasern konvergieren stark im ersten Halnteil ihres Verlaufes, machen dann eine Windung oder Torsion und verlaufen schließlich schwach divergierend auf den Ohrknorpel zu, wo sie inserieren. Diese Windung oder Torsion kommt dadurch zustande, daß Ursprungs- und Insertionsfeld nicht auf derselben Ebene liegen. Das lange, schmale Insertionsfeld liegt auf der vorderen Rundung des Ohrknorpels (Abb. 10 und 11) und steht schräg im Verhältnis zur Längsachse des Ohres.

2. Schicht (Abb. 6, 7, 8 und 10)

Die Mediusschicht besteht aus drei kräftigen Muskelindividuen, die im Ursprungsfeld innig miteinander verbunden sind. Die Muskelfasern verlaufen unter einem genommen vorne latero-caudal und hinten lateral.

M. occipito-auricularis anterior medius (Abb. 6, 7, 8 und 10)

Dieser Muskel ist bei weitem der kräftigste unter den Muskeln der Mediusschicht. Er entspringt dorsal am *Os occipitale*, hinten an die Medianlinie heran, vorne etwas von ihr ab (Abb. 8). Der Faserverlauf erfolgt gleichmäßig konvergierend in latero-caudaler Richtung auf den Ohrknorpel hin und unter dem distalen Teil des *M. cervico-auricularis* (Abb. 6). Die sehnige Anheftung steht quer zur Längsrichtung des Ohres und liegt vorne gerade basal zur Anheftung des *M. cerv. aur.*, reicht aber etwas weiter nach hinten am Ohrknorpel als dieser (Abb. 10). Die Anheftung liegt ungefähr auf der Mitte der medialen Fläche des Ohrknorpels. Der Hauptteil der Oberfläche des Muskels und namentlich in seinen medialen zwei Dritteln wird von einer kräftigen, sehnigen Bindegebeplatte überlagert.

M. cervico-auricularis medius (Abb. 6, 7, 8 und 10)

Der *M. cervico-auricularis medius* ist ein kräftiger Muskel von 2—3 cm Breite. Er entspringt median am *Os occipitale*, caudal zum

vorher besprochenen Muskel (Abb. 7) und verläuft mit parallelen, nur schwach divergierenden Fasern in latero-caudaler Richtung an die mediale Fläche des Ohrknorpels.

Zunächst seinem Ursprung ist der *M. cervico-auricularis medius* weder von dem voran liegenden Muskel, noch dem hinten liegenden *M. cervico-auricularis posterior medius* getrennt. Dies ist nur

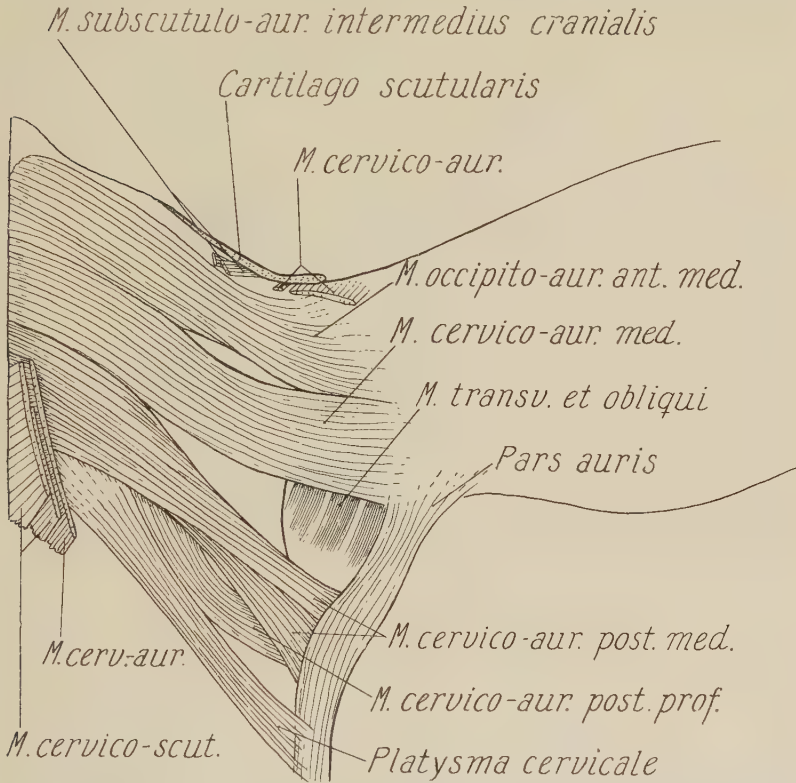


Abb. 7. *Cervus alces*, rechte Seite von hinten gesehen, mit besonderem Hinweis auf die Mediusschicht in den cervico-auriculären Muskeln. Die oberflächliche Muskelschicht ist entfernt

in den ungefähr distalen zwei Dritteln seines Verlaufes der Fall. Die Spalte zwischen *M. cervico-aur. med.* und *M. cervico-aur. post. med.* ist bei weitem die größte, gegenüber der ganz schmalen, zwischen letzterem und *M. cerv-aur. ant. med.* Durch diese Spalten treten Fasern von der Anheftung des *M. cervico auricularis anterior profundus* kommend in die Oberfläche der Mediusschicht ein (Abb. 18). Die Muskelschicht ist nicht nur kräftig, sondern auch

von ansehnlicher Dicke, besonders in ihren proximalen zwei Dritteln. Gegen die Insertion am Ohrknorpel hin wird der Muskel etwas flacher. Die Anheftung ist vorwiegend fleischig und daher breiter als die Sehnenanheftungen des vorhergehenden Muskels und des *M. cervico-auricularis* (Abb. 10). Sein Insertionsfeld liegt caudal zur Insertion des *M. cervico-aur. ant. med.* und etwas mehr basal als dieselbe. Ferner ist es schräg zur Längsachse des Ohres gestellt.

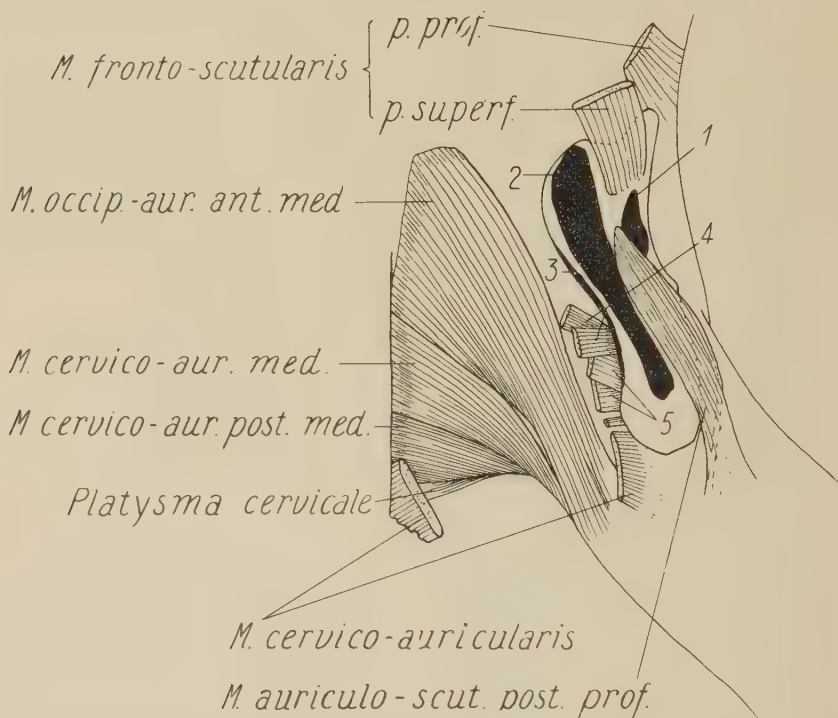


Abb. 8. *Cervus alces*, rechte dorsale Seite, die Mediusschicht in den cervico-auriculären Muskeln sowie Teile der präauriculären Muskeln zeigend. 1 = Ursprung des *M. depressor helcis*; 2 = Insertion und Ursprung der Fasern des *M. auricularis ant. sup.*; 3 = Ursprung des *M. interseutularis*; 4 = *M. subscutulo-aur. intermedius cranialis*; 5 = *M. subscutulo-aur. intermedius caudalis*

M. cervico-auricularis posterior medius (Abb. 6, 7, 8 und 10)

Der *M. cervico-auricularis posterior medius* liegt caudal zum vorhergehenden Muskel. Er entspringt am *Os occipitale* in der Medianlinie und verläuft zum Wesentlichen in lateraler Richtung auf den Ohrknorpel hinaus (Abb. 6 und 7), wo er auf dem proximalen Teil der *Pars auris* inseriert (Abb. 10 und 11). Das Ursprungsfeld des Muskels liegt in caudaler Fortsetzung des Ursprungs des *M.*

cervico-aur. med. und hat eine solche Ausdehnung, daß es von der Mitte des Ursprungs des *M. cervico-occipitalis* bis zur Mitte des Ursprungs des *M. cervico-scutularis* p. anterior reicht. Die Muskelfasern des *M. cervico-aur. post. med.* sind in ihrem Verlauf einer Torsion von 45° unterworfen (Abb. 7). Dies ist leicht am ganzen Muskel zu beobachten. Es zeigt sich aber auch am Verlauf der Fasern, denn es laufen die vom caudalen Teil des Ursprungs ausgehenden Fasern zum distalen Teil der Insertion, hingegen die vom cranialen Teil ausgehenden an den proximalen oder den basalen Teil des Insertionsfeldes.

3. Schicht (Abb. 3, 10, 11, 12 und 17)

Die profunde Schicht besteht nur aus zwei Muskeln, nämlich dem sehr kräftigen und kompliziert gebauten *M. cervico-auricularis anterior profundus* und dem hinter ihm liegenden, ziemlich schlanken *M. cervico-auricularis posterior profundus*. Beide Muskeln inserieren mehr basal am Ohrknorpel als die übrigen cervico-auriculären Muskeln (Abb. 3 und 12).

M. cervico-auricularis anterior profundus (Abb. 3, 10, 12 und 17)

Der *M. cervico-auricularis anterior profundus* hat die Verbindung mit dem Ligamentum nuchae und dem Os occipitale verloren (Abb. 3 und 17). Aus den einfachen und leicht zu beschreibenden Ursprungsverhältnissen sind äußerst komplizierte und schwierig zu beschreibende Ursprungsverhältnisse geworden. Um die Darstellung leichter und klarer zu gestalten, werden wir im folgenden mit dem Insertionsfeld am Ohrknorpel beginnen und den Verlauf des Muskels nach seinem Ursprung verfolgen.

In seinen Hauptzügen liegt die Muskelplatte eingeklemmt zwischen der medialen Fläche des basalen Teiles des Ohrknorpels und dem Schädel. Sie ist mittelkräftig und hat stark divergierende Muskelfasern, gerechnet von der Insertion zum Ursprung.

Der *M. cervico-auricularis ant. prof.* inseriert auf der Außenseite von Anteron 4, zusammen mit der cranialen Portion des *M. cervico-auricularis posterior profundus* (Abb. 10 und 11). Die beiden Muskeln stehen hier in muskulärer Verbindung zueinander. Das Insertionsfeld ist schräg gestellt und berührt mit seinem basalen Ende das an die Incia 3 heranliegende Eck des freien Knorpelendes. Der Teil des Insertionsfeldes, der die Incia 3 berührt, gehört

dem *M. cervico-auricularis post. prof. an.*, der übrige und größte Teil dem *M. cervico-auricularis ant. prof.*

Unter seinem Verlauf in dorso-medialer Richtung sendet der *M. cervico-auricularis ant. prof.* aus seinem caudalen Teil Muskelfasern durch die Spalte zwischen dem *M. occipito-auricularis ant. med.* und *M. cervico-auricularis med.* ein und ein gleiches durch die Spalte zwischen letzterem und dem *M. cervico-auricularis post. medius*. Außerdem geht noch eine Anzahl von Muskelfasern in die Unterseite der eben erwähnten Muskeln ein. Ein Teil der zwischen den Spalten der drei Muskeln in die Mediuschicht eingehenden Muskelfasern legt sich über die Dorsalseite der beiden vorderen Muskeln hinüber.

Betrachtet man die Muskelfasern, die zwischen die beiden vorderen Muskeln in der Mediuschicht einlaufen, so bemerkt man, daß diese Fasern mit den Fasern der zwei Portionen des *M. subscutulo-aur. intermedius caud.* gekreuzt und verflochten sind (Abb. 18). Die Verbindung ist so intim, daß es bei einer oberflächlichen Betrachtung den Anschein hat, als ob dieser Muskel nur eine Fortsetzung der genannten Muskelfasern, also einen Teil des *M. cervico-auricularis ant. prof.* bildete.

Die bereits angeführten Einzelheiten im *M. cervico-auricularis ant. prof.* ergeben einen recht verwirrenden Faserverlauf. Außerdem muß hier noch hinzugefügt werden, daß bisher nur der caudale Teil des Muskels zur Besprechung gekommen ist. Der Faserverlauf im cranialen Teil des Muskels wird am besten von der Unterseite verfolgt (Abb. 17). Von dieser Seite betrachtet, schwingt ein großer Teil der Muskelfasern des cranialen Teiles ziemlich unregelmäßig in cranialer Richtung. Bemerkenswert ist, daß zwei Faserbündel vom cranialen Rand des Muskels um 180° gedreht sind und sich als laterales Bündel dem *M. subscutulo-auricularis (front.) p. med.* in einer Weise anschließen, als gehörten sie zu diesem Muskel. Der Hauptteil der Fasern im cranialen Teil des *M. cervico-auricularis ant. prof.* geht in eine dünne, sehnenartige Platte über, die innig an die Unterseite des *M. occipito-auricularis ant. med.* angeschlossen ist.

M. cervico-auricularis posterior profundus (Abb. 3, 11, 12 und 17)

Der *M. cervico-auricularis posterior profundus* entspringt am *Os occipitale*, zum Teil sehnig, zum Teil fleischig. Ein kleiner Teil des sehnigen Ursprungs liegt in der Medianlinie, der größte Teil

auf dem querlaufenden Nackenkamm. Der fleischige Teil des Ursprungs liegt ebenfalls auf dem Querkamm und in lateraler Fortsetzung mit dem sehnigen (Abb. 3).

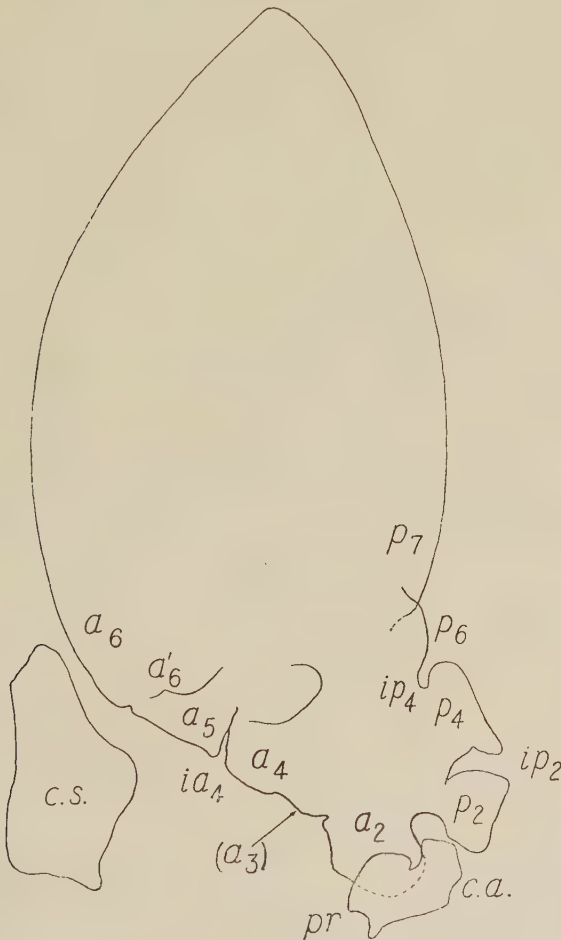


Abb. 9. *Cervus alces*, linke Cartilago auriculae, in Lateralansicht. $a_2 - a_6$ = Anteron 1—6; Anteron 3 ist unsicher; $p_2 - p_7$ = Posteron 2—7; Posteron 3 und 5 fehlen; c. s. = Cartilago scutularis; c. a. = Cartilago annularis; pr = Processus proximalis; ia_4 = Incia 4; ip_2 und ip_4 = Incip 2 und 4

Der M. cervico-auricularis post. prof. verläuft wie das Platysma cervicale in latero-ventraler Richtung, aber vor diesem und zwischen dem Schädel und der medialen Fläche des Ohrknorpels hinab. Die Muskelfasern sind in ihrem ersten Verlauf schwach konvergierend, dann parallel (Abb. 3). Es ist ein ziemlich kräftiger

Muskel, etwas kräftiger als das *Platysma cervicale*. Unter seinem proximalen, d. h. der Hälfte seines Verlaufes stößt sein caudaler Rand mit dem cranialen Rand des *Platysma cervicale* zusammen. Daß diese beiden Muskeln sich berühren und auf derselben Ebene liegen, läßt auf einen gemeinsamen, genetischen Ursprung schließen, was auch durch die Nervenversorgung bestätigt wird. Das heißt also, daß es sich wahrscheinlich um eine einheitliche Muskelplatte handelt, die sich in zwei Hälften differenziert hat, nämlich die caudale Hälfte als *Platysma cervicale* ohne Verbindung mit dem Ohrknorpel, und die craniale Hälfte als *M. cervico-auricularis post. prof.* mit Insertion basal am Ohrknorpel. Der *M. cervico-auricularis post. prof.* inseriert mit seinem cranialen Teil gemeinsam mit dem *M. cervico-auricularis ant. prof.* und mit seinem caudalen Teil zunächst dem proximalen Teil von Anteron 2, sowie im Bindegewebe zwischen A_2 und *Cartilago annularis* (Abb. 10, 12 und 17).

2. *Mm. auriculares proprii*

Die *Mm. auriculares proprii* sind sämtlich kleine Muskeln, die alle, einen einzigen ausgenommen, ausschließlich an den Ohrknorpel gebunden sind. Sie bestehen aus den *Mm. transversi et obliqui*, dem *M. antitragicus*, dem *M. heliciis* und dem *M. mandibulo-auricularis*.

Cartilago auriculae (Abb. 9)

Wie in meinen früheren Untersuchungen wende ich auch hier die von Boas eingeführte Nomenklatur für den Ohrknorpel an, d. h. daß die Tragusplatte als Posterion 4, *Antitragicus* als Posterion 5 (im übrigen beim Elch fehlend), und *Spina heliciis anterior* als Anteron 5 bezeichnet wird. Beim Elch findet sich eine große, ungefähr viereckige und kräftige *Cartilago scutularis*, an die craniale Rundung des Ohrknorpels anliegend, vor. Die *Cartilago annularis* hat eine Incisur auf dem distalen, und einen Prozeß auf dem basalen Rand. Ein Posterion 5, von Boas bei *Cervus dana*, *Elaphus* und *Capreolus capraea* aufgezeigt, fehlt bei *Cervus alces*, auch Anteron 3 ist verschwunden oder nur schwach angedeutet.

Mm. transversi et obliqui (Abb. 10, 11 und 12)

Die *Mm. transversi et obliqui* bilden eine sehr dünne Muskelschicht, die basal zu den Insertionsfeldern der Mediusschicht auf der Medianseite des Ohrknorpels liegt (Abb. 10—12). Die Muskel-

schicht ist ziemlich zart oder verhältnismäßig dünn im Vergleich mit der bei andern Tierformen. Die Muskelfasern verlaufen fast alle entlang der Längsrichtung des Ohres; und diese Muskel-

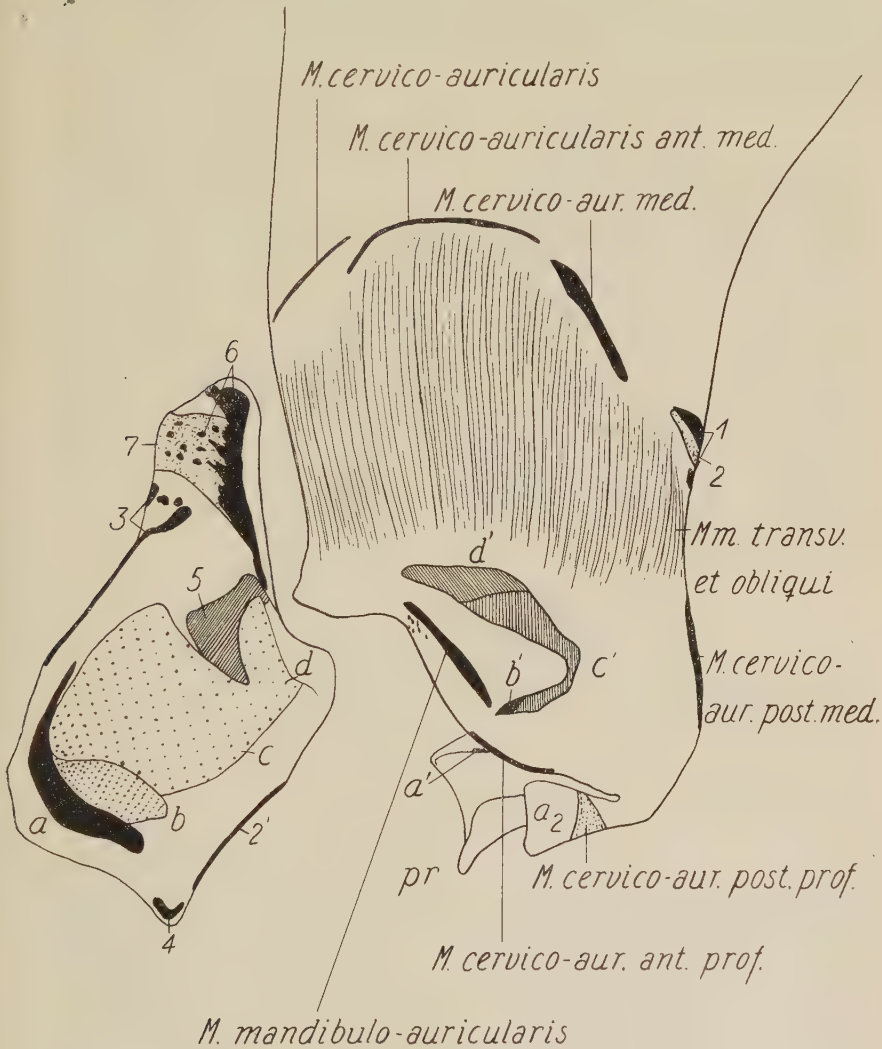


Abb. 10. *Cervus alces*, die mediale Fläche des Ohrknorpels mit Angabe von Ursprung und Insertion der zum Ohr gehörenden Muskeln. 1 = Pars auris; 2 und 2' = *M. auricularis ant. inf.*; 3 = Ursprung des *M. interseutularis*; 4 = Insertion des *M. fronto-seutularis p. prof.*; 5 = Ursprung des *M. subseutulo-aur. intermedius caudalis portio scutulo-occipitalis*; 6 = Ursprung und Insertion der Fasern des *M. subseutulo-aur. interm. caud. p. auriculo-seutulo-occipitalis*; 7 = Insertion des *M. cervico-seutularis p. post.*; a und a' = Ursprung und Insertion des *M. subseutulo-aur. intermedius cranialis*; b, c, d und b', c', d' = Ursprung und Insertion des *M. subseutulo auricularis (frontalis)* (b für p. medialis; c und d für p. lateralis)

fasern haben auf der Oberfläche eine Menge Sehnenfasern eingesprenkt, wodurch der ganze Muskel ein leicht glänzendes Aussehen erhält. Caudal reichen diese Muskelstriche unter das distale Ende der Pars auris hinein und cranial unter den *M. cervico-auricularis* und ein Stück weiter auf die craniale Rundung des Ohrknorpels (Abb. 19).

M. antitragicus (Abb. 15, 16 und 19)

Der *M. antitragicus* gehört ausschließlich dem Ohrknorpel an. Er hat einen typischen Muskelbauch, er entspringt und inseriert mit einer kurzen Sehne, und nur seine tiefergelegenen Muskelfasern entspringen direkt am Ohrknorpel. Er entspringt auf der äußeren Fläche von Posteron 6, das Feld ist länglich und liegt fast ganz an die freie Kante des Knorpels heran. Der Muskel inseriert etwas weiter draußen am Ohrknorpel, teils distal auf Posteron 6, teils auf Posteron 7 und zwar auf dessen freier Spitze, sowohl auf der Kante des Knorpels wie seiner äußeren und inneren Fläche (Abb. 19). Der Ursprungsteil des *M. antitragicus* wird vom *M. trago-helicinus* verdeckt (Abb. 15 und 16).

M. helcis (Abb. 11, 15, 16 und 19)

Von der lateralen Seite des Ohres gesehen ist der *M. helcis* ein kleiner, sehr stark konzentrierter Muskel, der auf der Anterontante liegt, beiläufig zwischen dem Insertionsfeld des *M. auricularis anterior superior* und des *M. trago-helicinus* (Abb. 15 und 16). Das ventrale Ende des Muskels schiebt sich etwas unter die caudale Kante des *M. trago-helicinus* ein.

Wo diese beiden Muskeln zusammenstoßen, ist ihre Faserichtung die gleiche, und man hat daher den unmittelbaren Eindruck, daß man es nur mit einem Muskel zu tun hat. Leider gelang es nicht, die Innervationsverhältnisse bei diesem einen Tier, das uns zu Gebote stand, klarzulegen; auf Grund von Huber's Arbeiten und meiner eigenen, zahlreichen Untersuchungen hege ich jedoch keine Bedenken diese beiden Muskeln als *M. helcis* und *M. trago-helicinus* unter die medialen, bzw. lateralen *Mm. auriculares proprii* einzuordnen.

Ein richtiges Bild vom *M. helcis* gewinnt man erst, wenn man ihn und den *M. trago-helicinus* durchtrennt und den Anteron- und Posterorand des Ohrknorpels voneinander zwingt (Abb. 11) und näher untersucht. Man sieht dann, daß der *M. helcis* aus zwei

Portionen besteht, einer caudalen auf der lateralen, also inneren Fläche des Ohrknorpels und aus der eben angeführten sichtbaren, cranialen Portion.

Die caudale Portion liegt etwas innerhalb des Knorpelrandes an der Basis von Anteron 5 und mit ihrem basalen Ende nahe

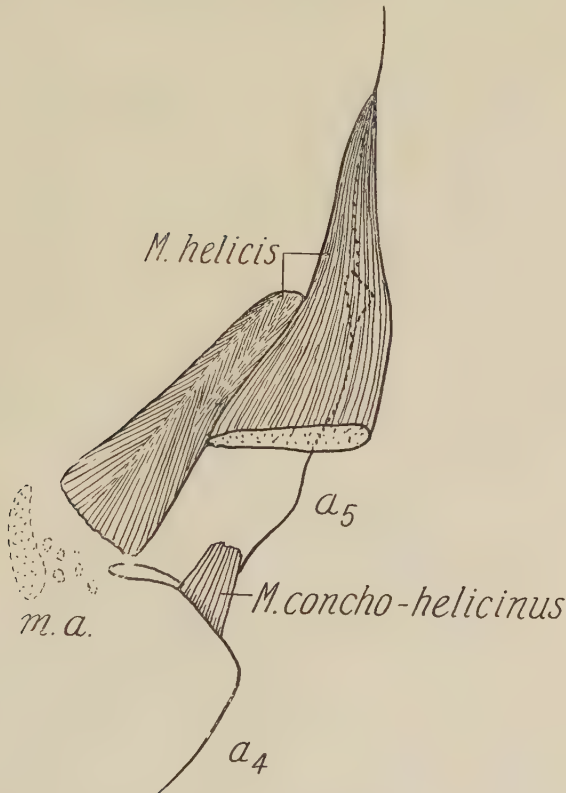


Abb. 11. *Cervus alces*, rechte Seite, Anteron 5 und Anteron 4 in Lateralansicht. Der proximale Teil der auf Posteron 4 inserierenden Portion des *M. helcis* ist entfernt, so daß der *M. concho-helcinus* sichtbar wird. m. a. = geben die Insertion des *M. mandibulo-auricularis* auf der medialen Fläche des Ohrknorpels an. Die punktierte Linie bezeichnet den freien Rand von Anteron 5 und 6

dem inneren Teil von Incia 4. Es handelt sich hier um eine multipennate Muskelportion mit einer kräftigen Sehne durch den Hauptteil und eine etwas zartere und kürzere durch den übrigen Teil. Der größte Teil des von dieser Portion eingenommenen Feldes ist sowohl Insertions- wie Ursprungsfeld.

Die laterale Portion entspringt zugleich mit dem *M. trago-helcinus* auf der Außenseite von Posteron 4. Die beiden Ursprungs-

felder lassen sich nicht voneinander trennen, es gehen aber die Fasern des *M. helieis* vom Feld um das freie distale Eck auf Posteron 4 aus (Abb. 19). Sämtliche Muskelfasern verlaufen in der Längsrichtung des Ohres und befestigen sich teils an der Kante von Anteron 6, teils auf, sowohl innerer wie äußerer Fläche des Knorpels; ferner befestigen sich die zutiefst gelegenen Fasern distal auf der inneren Fläche von Anteron 5.

Die ursprüngliche, muskuläre Verbindung zwischen *M. helieis* und *M. mandibulo-auricularis* ist beim Elch verlorengegangen; man findet aber, daß sich der *M. mandibulo-auricularis* auf der medialen Fläche des Ohrknorpels befestigt, ein Stück innerhalb der Incia 4, also ein ähnliches topographisches Verhältnis wie es Huber (1925) bei anderen Ruminantia aufgezeigt hat.

M. mandibulo-auricularis (Abb. 10, 12, 14—16, 17 und 25)

Durchschneidet man den *M. auricularis* ant. inf. und breitet die Teile voneinander, entfernt das Fettgewebe zwischen diesem Muskel, dem Tubus und dem lateralen Rand der *Cartilago scutularis*, so kommt der *M. mandibulo-auricularis* und der *M. subscutulo-aur. interm. cran.* zum Vorschein (Abb. 14—16). Der *M. mandibulo-auricularis* entspringt dorso-lateral auf dem Teil des Wangenbogens, der in das Unterkiefergelenk eingeht (Abb. 25). Es ist ein flacher, leicht konischer und sehr kräftiger Muskel, der auf seinem Weg vom Ursprung zur Anheftung einer schwachen Torsion unterworfen ist (Abb. 12 und 16). Die Fasern ziehen schwach konvergierend in auriculärer Richtung. Der größte Teil des Muskels verläuft entlang dem Tubus und auf dieser Strecke ist der Muskel zum Teil vom *M. subscutulo-aur. interm. cran.* verdeckt (Abb. 15).

Der *M. mandibulo-auricularis* befestigt sich auf der Medialseite des Ohrknorpels. Der obere Teil der Anheftung liegt caudal zu Incia 4 und einige zerstreute Muskelfasern befestigen sich ziemlich nah dem inneren Ende dieser Incisur (Abb. 10).

Nicht alle medial liegenden Fasern des *M. mandibulo-auricularis* verlaufen zur eigentlichen Anheftung des Muskels. Ein Teil derselben geht in den *M. subscutulo aur. (front.) p. medialis*, andere in den *M. subscutulo-aur. (front.) p. lateralis* ein, und umgekehrt dringen wieder mehrere Bündel von latero-ventralen Fasern dieser letzteren Muskel in den *M. mandibulo-auricularis* ein. Keiner dieser letzteren Muskelfasern geht bis zur Insertion des *M. man-*

dibulo-auricularis weiter, ebensowenig wie sich seine eigenen, in die eben erwähnten Muskeln eintretenden Fasern bis zu deren Anheftung am Ohrknorpel fortsetzen.

Betreffs der Verbindung mit *M. helcinus* vergleiche diesen.

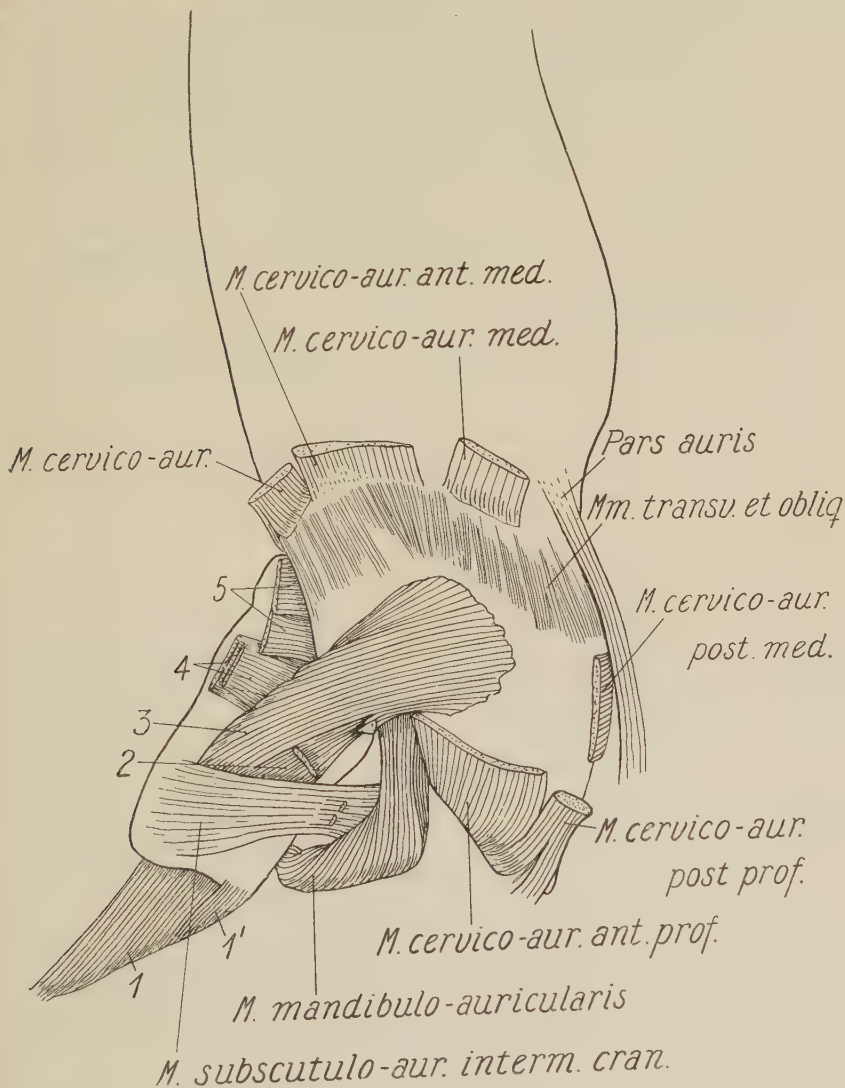


Abb. 12. *Cervus alces*, rechtes Ohr in Medialansicht, die retro-auriculären und die präauriculären Muskeln zeigend. Die distalen Enden der Muskeln in der 1. und 2. Schicht der cervico-auriculären Muskeln sind zur Seite geschlagen. 1 und 1' = p. superf., bzw. p. prof. im *M. fronto-scutularis*; 2 und 3 = p. medialis bzw. p. lateralis im *M. subscutulo-auricularis* (frontalis); 4 und 5 = Portio scutulo-occipitalis bzw. Portio auriculo-scutulo-occipitalis im *M. subscutulo-auricularis intermedius* caudalis

Sphincter colli profundus und seine Derivate

Der Sphincter colli profundus und seine Derivate umfassen bei weitem den größten Teil des oberflächlichen Fazialisgebietes. Das bemerkenswerteste an ihm ist das absolute Fehlen von Teilen des ursprünglichen Sphincter colli profundus. Beim Moschusochsen (Meinertz 1954) fanden sich einige wenige Reste dieses Sphincter vor, und eine Anzahl von Rodentia (Meinertz 1941) haben einen ansehnlichen Teil des primitiven Sphincter bewahrt; hierbei wäre zu bemerken, daß eine Reduktion des Sph. colli profundus bei letzterer Tiergruppe oft auf Druckphänomene zurückzuführen ist. Auch bei anderen Säugetiergruppen, wie z. B. der Katze und dem Hund (H u b e r) sind bedeutende Teile des primitiven Sphincter erhalten geblieben.

Die gewöhnliche, zuerst von H u b e r und später von mir angewendete Einteilung des Sphincter colli profundus wird hier zur Anwendung kommen, obgleich die einzelnen Abschnitte vorwiegend Derivate des tiefen Sphincter umfassen.

Der Sphincter colli profundus wird in folgende Abschnitte geteilt von hinten nach vorne gerechnet:

- | | |
|----------------------|---------------------|
| 1. Pars auris, | 2. Pars intermedia, |
| 3. Pars palpebralis, | 4. Pars oris. |

1. Pars auris (Abb. 1, 2, 13 und 14)

Die Pars auris entspringt auf der lateralen Rundung des Ohrknorpels auf der Höhe von Incia 4 zusammen mit dem M. auricularis anterior inferior. Ein Teil der oberflächlichen Muskelfasern derselben kreuzt sich im Ursprungsfeld (Abb. 1 und 2); die Ursprungsfelder sind hier nicht scharf voneinander abgegrenzt, sie liegen, unter einem genommen, auf der Höhe mit Posteron 4, Incia 4 und Posteron 6 und 7 ein kleines Stück vom freien Posterorand entfernt. Das Ursprungsfeld der Pars auris liegt am weitesten vom Knorpelrand ab (Abb. 10, 14, 19). Die Pars auris ist ein etwa 3 cm breites, recht kräftiges Muskelbündel. Es verläuft an der Seite des Kopfes hinab, gerade hinter dem Unterkieferwinkel. Der ventrale Teil des Muskelbandes wird vom Platysma myoides verdeckt. Gerade innerhalb der dorsalen Kante desselben spaltet sich ein kleineres, craniales Faserbündel ab, dessen kurze Fasern im Bindegewebe unter dem Platysma enden. Die Pars auris selbst setzt sich in caudo-medialer Richtung auf der Unterseite des Halses fort (Abb. 14). Die Pars auris wird vom Ramus colli innerviert.

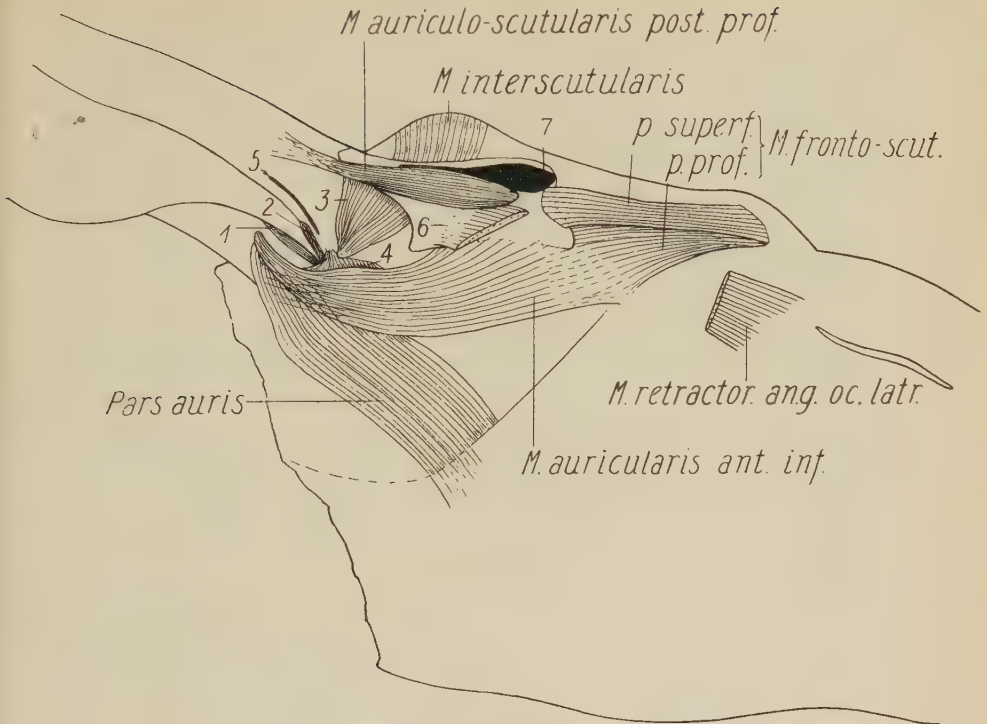


Abb. 13. *Cervus alces*, rechte Seite, die präauriculären Muskeln zeigend. Der *M. auricularis anterior superior* ist gänzlich entfernt; von *M. depressor helicius* und *M. retractor anguli oc. latr.* sind der craniale und caudale Teil entfernt, so daß die Verbindung zwischen *M. auricularis ant. inf.* und *M. fronto-scutularis* zu sehen ist. 1 = *M. antitragicus*; 2 = *M. helicius*; 3 = *M. subscutulo-aur. intermedius caudalis portio auriculo-scutulo-occipitalis*; 4 = *M. trago-helicius*; 5 = Insertion des *M. auricularis ant. sup.*; 6 = *M. depressor helicius*; 7 = Ursprung und Insertion der Fasern des *M. auricularis ant. sup.*

2. Pars intermedia und ihre Derivate

Der Sphincter colli profundus p. intermedia beim Elch ist dadurch charakteristisch, daß sich die ganze, ursprüngliche Muskelmasse in selbständige Muskelindividuen differenziert hat, und daß die Pars intermedia ventralis ganz verschwunden ist. Es ergibt sich daraus, daß die Derivate der Pars intermedia ausschließlich von der Pars intermedia dorsalis abzuleiten sind. Alle diese Muskeln bilden zwei Gruppen: Die präauriculäre Muskulatur und die orbito-nasale Muskulatur.

Die präauriculäre Muskulatur

Die präauriculäre Muskulatur umfaßt, im großen Ganzen genommen, jene Muskeln, die zwischen Ohr und Auge liegen. Die

meisten dieser Muskeln sind in irgend einer Weise mit dem Ohrknorpel und der Cartilago scutularis verbunden. Bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Säugetiere finden sich diese Muskeln ganz deutlich in zwei Schichten angeordnet, einer profunden und einer superfiziellen. Dies ist auch beim Elch der Fall. Hierzu ist jedoch zu bemerken, daß es hier — wie übrigens bei einigen der von mir früher untersuchten Formen — in einzelnen Fällen dem freien Ermessen vorbehalten bleiben muß, ob ein Muskel zur profunden oder zur superfiziellen Schicht gezählt werden soll. Dies gilt z. B. des öfteren für den *M. zygomatico-labialis*, der bisweilen keinerlei Kontakt mit den übrigen präauriculären Muskeln aufweist. Die einzelnen Muskeln können auch in den zwei Schichten etwas übereinander verschoben sein, und dadurch das angewandte Einteilungsprinzip etwas verwischen. Außerdem ist die Nervenversorgung in diesem konzentrierten Feld oft ein unsicherer Indikator für die Feststellung, in welche Schicht ein Muskel rechtlich gehört.

Bei der meisten der von mir untersuchten Säugetieren kommt ein nicht-differenzierter dorsaler Rest der Pars intermedia, die Intermediärplatte genannt, vor. Diese Intermediärplatte ist auch beim Elch verloren gegangen, während sie sich beim Moschusochsen in Form eines schmalen Muskelbandes zwischen Auge und Ohr vorfindet (Meinertz 1954). Bei zahlreichen Formen steht diese Intermediärplatte übrigens mit benachbarten Muskeln in Verbindung und deutet damit das Abstammungsverhältnis dieser Muskeln an.

Die superfizielle Muskelschicht

Die oberflächliche Muskelschicht besteht aus recht scharf abgegrenzten Muskeln. Die Ursache der ziemlich ausgeprägten Differenzierung ist vermutlich darin zu suchen, daß die meisten von ihnen dem Ohr zugehören und daß zur Bewegung der großen Ohren eine nicht unbedeutende Kraft erforderlich ist. Dieselben Argumente können auch für die profunden Muskeln angewendet werden. Es gehören folgende Muskeln zur oberflächlichen Muskelschicht:

- | | |
|--|---|
| <i>M. auricularis anterior superior,</i> | <i>M. fronto-scutularis,</i> |
| <i>M. interscutularis,</i> | <i>M. depressor helcis,</i> |
| <i>M. auricularis anterior inferior,</i> | <i>M. retractor anguli oculi lateralis.</i> |

M. auricularis anterior superior (Abb. 1, 2, 4, 14, 15, 16 und 19)

Der *M. auricularis anterior superior* ist eine mittelkräftige, stark ausgedehnte Muskelplatte von 2—2½ cm Breite an ihrem Ursprungsfeld am Ohrknorpel (Abb. 1 und 2). Er entspringt lateral an der vorderen Rundung des Ohrknorpels, und das Ursprungsfeld ist ganz schmal und liegt dicht an den freien Rand des Knorpels auf Anteron 6 heran (Abb. 15, 16, 19). Die Fasern verlaufen über den *M. subscutulo-aur. interm. caud.* und *M. auriculo-scutularis post. prof.* hinweg und auf die *Cartilago scutularis* hinein und weiter in fast medialer Richtung mit stark divergierenden Muskelfasern über den Schädel. Ein großer Teil dieser Fasern rückt bis auf die andere Seite der dorsalen Medianlinie vor und kreuzt sich mit den Fasern vom Muskel der Gegenseite (Abb. 4). Die vorderen Fasern erreichen die Medianlinie nicht, sondern sie zerstreuen sich, stark divergierend in cranio-medialer Richtung auf dem Stirnbein. Am caudalen Rand begleiten den Muskel einige Fasern, die von der *Cartilago scutularis* herrühren. Diese Muskelfasern, die nur einen schmalen Gürtel von etwa ½ cm Breite bilden, gehören unzweifelhaft zu diesem Muskel. Die Fasern von dem einen, dem distalen Viertel des Ursprungsfeldes gehen direkt über das Schläfenbein weiter, ohne sich mit der *Cartilago scutularis* zu verbinden. Die von den mittleren zwei Viertel des Feldes setzen sich, und zwar die oberflächlichen Fasern, direkt auf den Schädel hinein fort, ebenfalls ohne Verbindung mit der *Cartilago scutularis*, aber die tieferen Muskelfasern werden unterbrochen und befestigen sich ungefähr auf der Mitte der Dorsalseite der *Cartilago scutularis* (Abb. 19); vom cranialen Viertel sind sämtliche Fasern des Muskels an der *Cartilago scutularis* befestigt. Die Fortsetzung sämtlicher, durch Insertion auf der *Cartilago scutularis* abgebrochenen Muskelfasern erfolgt gemeinsam mit den oberflächlichen Fasern über den Schädel hinein.

Der obenerwähnte, schmale Gürtel, der von der *Cartilago scutularis* ausgeht und sich dem caudalen Rand des Muskels beischließt, steht in Verbindung mit den tiefen Muskelfasern, die von der *Cartilago scutularis* ausgehen und sich über den Schädel erstrecken. Das heißt also, daß der caudale Muskelgürtel samt den tiefliegenden, von der *Cartilago scutularis* ausgehenden und über den Schädel verlaufenden Muskelfasern eine profunde Muskelplatte darstellen. Die beiden Muskelschichten lassen sich nicht voneinander trennen und sind daher nicht als zwei selbständige

Muskeln zu betrachten. Der *M. auricularis anterior superior* muß als eine einfache Muskelplatte aufgefaßt werden, die vom Ohrknorpel über die *Cartilago scutularis* hinweg und auf den Schädel hin einläuft. Es ist anzunehmen, daß die vorspringende *Cartilago scutularis* einen Druck auf den Muskel ausgeübt hat, so daß die tiefliegenden Muskelfasern abgebrochen wurden und sich an dem Knorpel befestigt haben. Dadurch bekommen diese, als die proximalen Fasern ihre Anheftung, die distalen derselben aber ihren Ursprung am Knorpel. Eine solche Druckwirkung kommt sehr häufig vor, und ich habe dies früher für andere Tiergruppen in verschiedenen meiner Abhandlungen aufgezeigt.

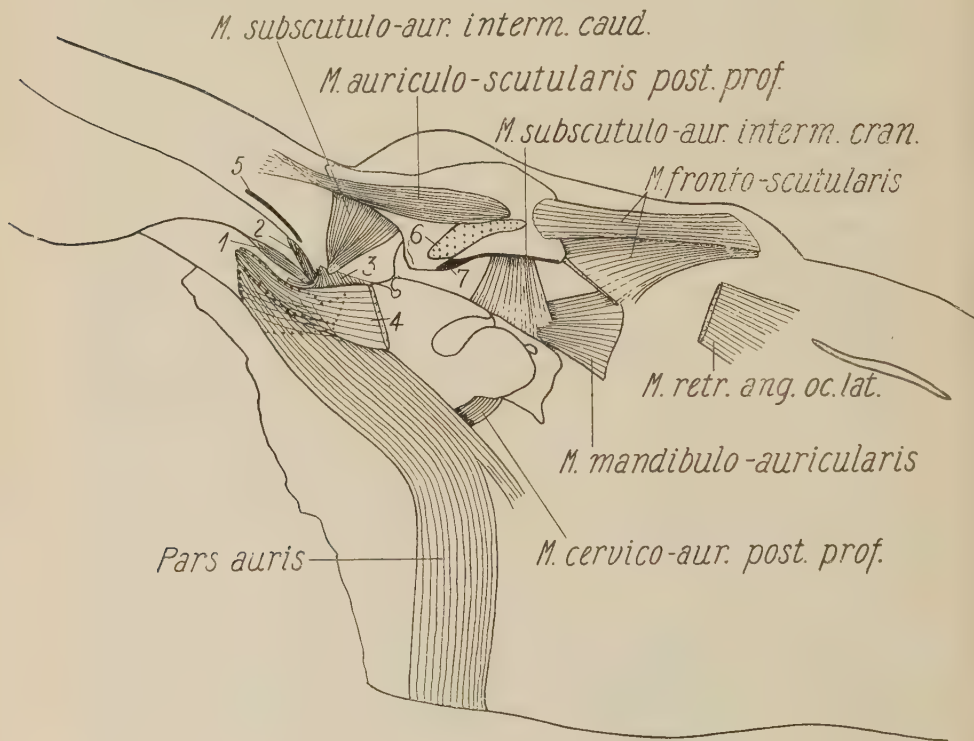


Abb. 14. *Cervus alces*, rechte Seite, u. a. die präauriculären Muskeln zeigend. *M. interscutularis*, *M. auricularis ant. sup.* und *M. depressor helcis* ganz entfernt; gleichzeitig ist der craniale Teil des *M. auricularis ant. inf.* entfernt, um die innerhalb liegenden Muskeln zu zeigen. 1 = *M. antitragicus*; 2 = *M. helcis*; 3 = *M. trago-helcicus*; 4 = *M. auricularis ant. inf.*; 5 = Insertion des *M. auricularis ant. sup.*; 6 = Ursprung des *depressor helcis*; 7 = Insertion eines Teiles des *M. auricularis ant. inf.* Die punktierten Konturen bezeichnen die Ursprungsfelder der *Pars auris* und des *M. aur. ant. inf.*

Der entsprechende Muskel beim Moschusochsen führt den Namen *M. auriculo-scutularis anterior superior*, weil er sich ausschließlich an der Cartilago scutularis befestigt.

M. interscutularis (Abb. 1, 2, 4, 15, 16 und 19)

Der *M. interscutularis* entspringt im Bindegewebe über dem Schläfenbein, zwischen der rechten und linken Cartilago scutularis. Die beiden Muskeln sind in der Dorso-Medianlinie ein wenig miteinander verflochten, indem da ein Teil der Fasern von der kontra-lateralen Seite ausgeht (Abb. 1, 2 und 4). Die Muskelfasern oder die Bündel laufen in lateraler Richtung schwach konvergierend auf den medialen Rand der Cartilago scutularis hin. Hier inserieren sie am Rand des Knorpels in cranialer Fortsetzung der Anheftung des *M. cervico-scutularis p. post.* Der craniale Teil des Muskels befestigt sich auch noch am angrenzenden Teil der dorsalen Seite des Knorpels, während der caudale Teil sich am angrenzenden Teil der Unterseite des Knorpels anheftet (Abb. 10, 15, 16 und 19). Medial verlaufen die vordersten Fasern der Muskelplatte als eine caudale Fortsetzung des *M. auricularis ant. sup.* Gegen die Anheftung zu gehen diese Fasern unter die hintere Kante dieses Muskels ein (Abb. 4).

M. auricularis anterior inferior und M. fronto-scutularis

Die Verbindung zwischen diesen beiden Muskeln macht es natürlich von einer Auriculo-frontalis-Platte zu sprechen (Abb. 13). Als Einheit betrachtet nimmt diese Muskelplatte eine Schrägstellung zwischen Ohr und Auge ein. Ausgehend von der caudalen Rundung des Ohrknorpels steht sie in Verbindung mit der latero-cranialen Oberfläche des Cartilago-scutularis und befestigt sich am Os frontale, medio-caudal zur Orbita. Vergleicht man die topographischen Verhältnisse mit jenen beim Moschusochsen (Meinertz 1954), so wird sich zeigen, daß aller Wahrscheinlichkeit nach dieser *M. auricularis ant. inf.* mit dem *M. auricularis ant. inf.* und *M. auriculo-scutularis inf. prof.* des Moschusochsen übereinstimmt, und daß unser *M. fronto-scutularis* homolog ist mit dem Muskel gleichen Namens bei jenem.

M. auricularis anterior inferior (Abb. 1, 2, 13, 14 und 19)

Der *M. auricularis anterior inferior* entspringt an der caudalen Rundung des Ohrknorpels vor dem Ursprung der Pars auris

(Abb. 1 und 2). Das Ursprungsfeld liegt auf der Höhe von Posteron 4—7. Auf Posteron 4 stößt sein Ursprungsfeld mit jenem des *M. trago-helcinus* zusammen und auf Posteron 6 und 7 mit Ursprung und Insertion des *M. antitragicus* (Abb. 9). Der Muskel besteht aus einer kräftigen Muskelplatte, deren Fasern schwach divergierend auf das craniale Ende der *Cartilago scutularis* zulaufen. Das Oberflächenbild zeigt, daß die Muskelfasern unter den ventralen Rand des *M. depressor helcis* einlaufen. Ehe dies geschieht, geht das cranio-laterale Eck der Muskelplatte in eine kräftige Sehnenplatte über (Abb. 2).

Entfernt man den *M. depressor helcis*, so erhält man ein klares Bild des *M. auricularis ant. inf.* und seines Verhältnisses zu den zwei Portionen des *M. fronto-scutularis* (Abb. 13). Und es zeigt sich, daß das caudale Drittel des Muskels, das sich unter dem *M. depressor helcis* fortsetzt, auf der lateralen Kante der *Cartilago scutularis* inseriert und hinten auch auf dem angrenzenden Teil ihrer Oberfläche (Abb. 14, 19). Der übrige Teil der Muskelplatte geht in eine sehr kräftige Sehnenplatte über, deren kleinerer caudaler Teil den lateralen Rand der *Cartilago-scutularis* cranial berührt. Der übrige Teil der Sehnenplatte verbindet sich mit dem lateralen Ende des größten Teiles der profunden Portion im *M. fronto-scutularis*. Ein Teil der lateralen Fasern der Sehnenplatte schwenkt in orbitaler Richtung ab und verliert sich im Bindegewebe zwischen *M. depressor helcis* und *M. retractor anguli oculi lat.* oder sie sind mit der Sehnenplatte zwischen diesen Muskeln verbunden.

Die gezeigten topographischen Verhältnisse zwischen *M. auricularis ant. inf.* und der profunden Portion des *M. fronto-scutularis* führen unweigerlich zum Schluß, daß es sich hier um einen einheitlichen Muskel handelt, und zwar um einen Muskel, der sich vom basalen Rand des Ohrknorpels über den Schädel hinein bis zum *Os frontale* erstreckt. Die oberflächliche Portion im *M. fronto-scutularis* muß dann als Abspaltungsprodukt betrachtet werden. Daß die Muskelplatte auf dem mittleren Feld durch eine kräftige Sehnenplatte ersetzt wird, ist, erklärt sich dadurch, daß der *M. depressor helcis* auf diesem Feld bei seiner Kontraktion eine starke Druckwirkung ausübt, eine Druckwirkung also,

die noch durch den innerhalb gelegenen, vorspringenden Jochbogen verstärkt wird. Eine ähnliche Druckwirkung, wo ebenfalls der Jochbogen mitspielt, kommt bei einer Anzahl von Rodentia vor (Meinert). Da sich die Cartilago scutularis in das Feld einschiebt, kann der caudale oder caudo-mediale Teil der Muskelplatte sich nicht im *M. fronto-scutularis* fortsetzen, sondern er befestigt sich auf diesem Knorpel.

M. fronto-scutularis (Abb. 1, 2, 4, 10, 12—14 und 19)

Der *M. fronto-scutularis* besteht aus zwei Portionen, einer oberflächlichen und einer tiefen, jede von ihnen so scharf abgegrenzt, daß man sie mit derselben Berechtigung als zwei selbständige Muskelindividuen ansprechen könnte (Abb. 1, 2 und 4). In diesem Fall müßte die profunde und die oberflächliche Portion hinsichtlich ihrer topographischen Verhältnisse mit *M. frontalis* bzw. *M. fronto-scutularis* bezeichnet werden. Ich habe es in dieser Arbeit vorgezogen, sie *M. fronto-scutularis p. superficialis et p. profundus* zu nennen. Möglicherweise sollte der *M. fronto-scutularis* eher in die profunde Schicht der präauriculären Muskulatur eingereiht werden.

Der *M. fronto-scutularis p. profundus* entspringt, gleich die Pars superficialis, latero-caudale am Os frontale nahe der Grenze des Os parietale (Abb. 25). Sein Ursprungsfeld nimmt nur das laterale Eck des gesamten Ursprungsfeldes des *M. fronto-scutularis* ein.

Die Pars profundus verläuft in latero-caudaler Richtung mit schwach divergierenden Muskelfasern (Abb. 13 und 14). Ein kleinerer, medialer Teil der Muskelplatte inseriert auf der Unterseite des cranio-lateralen Ecks der Cartilago scutularis (Abb. 10). Der Rest der Muskelplatte geht in die unter *M. auricularis ant. inf.* besprochene Sehnenplatte über. Der laterale Teil der Muskelplatte schwingt etwas stärker in ventro-lateraler Richtung unter die Sehnenplatte zwischen *M. depressor helcis* und *M. retractor anguli oculi lateralis*. Hier befestigen sich die Fasern im selben Feld wie die lateralen Fasern des *M. auricularis ant. inf.* (Abb. 13).

Der *M. fronto-scutularis p. superficialis* entspringt gemeinsam mit der tiefen Portion am Os frontale. Die eigentliche Muskelplatte ist verhältnismäßig kräftig (Abb. 4 und 13). Die Muskelfasern verlaufen parallel oder schwach konvergierend vom Ursprung am Stirnbein zur Anheftung cranial auf der dorsalen Fläche der Cartilago scutularis. Das Insertionsfeld berührt den cranialen Rand des

Knorpels und liegt lateral zur Insertion des *M. auricularis ant. sup.* und cranial zur Insertion des *M. depressor helcis* (Abb. 19). Diese Muskelportion deckt den medialen Rand der profunden Portion. Dicht am Ursprungsfeld finden sich Spuren einer muskulären Verbindung zwischen diesen beiden Portionen. Zweifels- ohne haben wir es hier mit einer weit fortgeschrittenen Differen- zierung einer ursprünglich einheitlichen Muskelplatte zu tun.

M. depressor helcis (Abb. 1, 2, 13, 15, 19 und 20)

Der *M. depressor helcis* bildet ein kurzes, etwa 2—3 cm breites Muskelband, das direkt auf der Dorsalseite der *Cartilago scutularis* entspringt. Das Ursprungsfeld liegt zwischen den Ursprungsfeldern (Insertionsfeldern) des *M. auricularis ant. inf.* und *M. auriculo-scutularis post. prof.* (Abb. 15 und 19). Die Muskelfasern sind gegen den hinteren Augenwinkel gerichtet, legen aber nur den halben Weg dahin zurück (Abb. 1, 2 und 13), um sich in einer dünnen Sehnenplatte fortzusetzen, deren dorsale Hälfte von der ventralen Hälfte des *M. retractor anguli oculi lat.* fortgesetzt wird. Der übrige Teil der Sehnenplatte geht unter die schütterten Fasern des *Platysma* ein. Hier verliert sich ein Teil der Fasern im Bindegewebe, während ihr größter Teil auf dem Jochbogen inseriert (Abb. 25).

Zufolge seiner Stellung ist der *M. depressor helcis* beim Elch ein oberflächlicher, präauriculärer Muskel, während seine craniale Fortsetzung, der *M. zygomatico-labialis* der tiefen Schicht angehört (vgl. Abb. 20). Wie bereits gesagt, wird die Einteilung einer stark differenzierten, präauriculären Muskulatur stets eine gewisse Unsicherheit in sich tragen. Wenn wir hier an der Einstellung des *M. zygomatico-labialis* als profundem Muskel festhalten, ist dies u. a. den Verhältnissen zuzuschreiben, die in meiner früheren Arbeit über *Cavia cobaya* (1932) hervorgehoben wurden.

M. retractor anguli oculi lateralis (Abb. 1, 2 und 4)

Der *M. retractor anguli oculi lateralis* ist eine trapezförmige Muskelplatte, mit der langen der parallelen Seiten als der medialen und der kurzen als der lateralen Begrenzung (Abb. 1, 2 und 4). Die Muskelfasern entspringen am lateralen Augenwinkel zwischen den Muskelfasern des *M. orbicularis oculi*. Ihr Verlauf gegen das Ohr zu ist beiläufig parallel. Die ventrale Hälfte der Muskelfasern steht durch eine dünne Sehnenplatte mit dem dorsalen Teil des

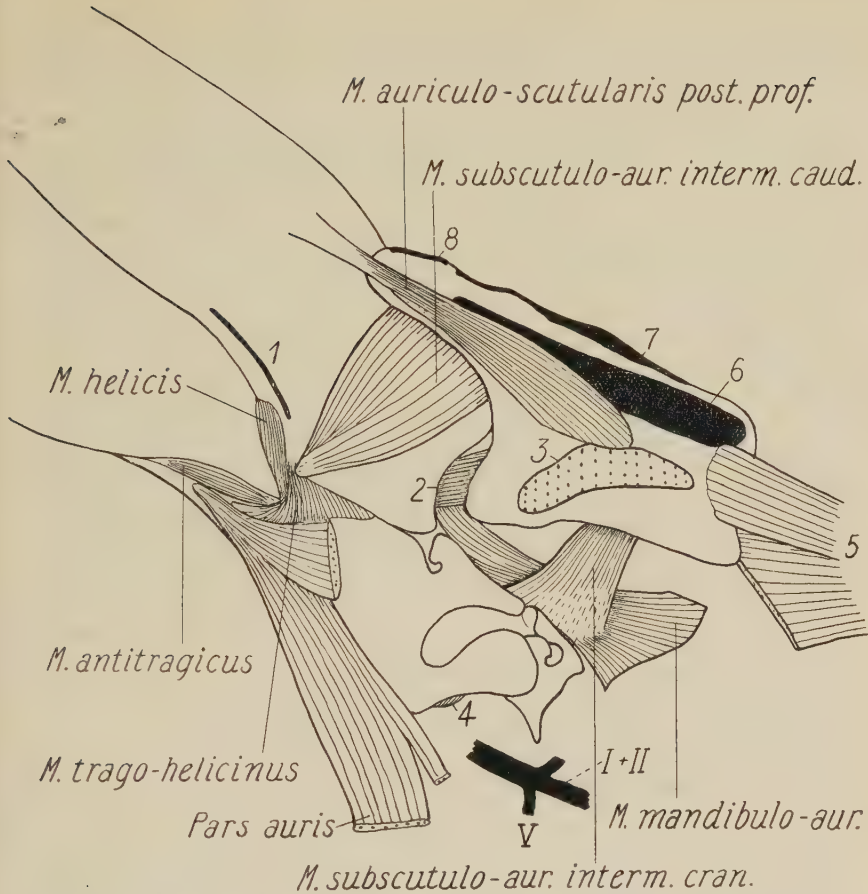


Abb. 15. *Cervus alces*, rechte Seite, präauriculäre Muskeln zeigend; alle oberflächlichen Muskeln sind entfernt. 1 = Insertion des *M. auricularis ant. sup.*; 2 = *M. subscutulo-auricularis (frontalis)*; 3 = Ursprung des *M. depressor helicis*; 4 = *M. cervico-auricularis post. prof.*; 5 = *M. fronto-scutularis*; 6 = Ursprung und Insertion der Fasern des *M. auricularis ant. sup.*; 7 = Ursprung des *M. inter-scutularis*; 8 = Insertion des *M. cervico-scutularis p. post.*

M. depressor helicis in Verbindung. Der dorsale Teil der Muskelfasern verläuft ein Stück über den *M. fronto-scutularis p. prof.* hinein und verliert sich im Bindegewebe auf diesem Muskel.

Die Muskelfasern haben fast dieselbe Richtung wie die des *M. depressor helicis*. Die eigentliche Muskelplatte ist verhältnismäßig dünn. Der isolierte *M. retractor anguli oculi lat.* beim Moschusochsen ist vermutlich homolog mit diesem Muskel beim Elch. Auch bei den Nagern gehört der Muskel einer oberflächlichen Schicht an und scheint in mehreren Fällen ein Derivat des *M. orbicularis*

oculi zu sein; in einem einzelnen Fall, nämlich beim Eichhörnchen, scheint er eng mit dem *M. auricularis ant. inf.* verbunden zu sein (Meinertz, 1941).

Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß dieser beim Elch und Moschusochsen vorkommende Muskel nicht mit dem Muskel gleichen Namens bei den Nagern homolog ist. Die intime Verbindung zwischen *M. depressor helcis* und *M. retractor anguli oculi lat.* beim Elch kann genetischen Ursprungs sein, und dann müssen die beiden Muskeln und der *M. zygomatico-labialis* aus einem primären Muskelband zwischen Ohr und Mundwinkel hervorgegangen sein.

Die tiefe Muskelschicht

Die tiefe Muskelschicht der präauriculären Muskulatur besteht aus einer recht ansehnlichen Muskelmasse mit sowohl kräftigen und wohl entwickelten Muskelindividuen als auch dünnen, schichtengeteilten Muskelplatten, letztere durch eine nicht vollbrachte Differenzierung bemerkbar. Die Muskelportionen der tiefen Muskelschicht weisen folgende Portionen auf:

- M. zygomatico-labialis*,
- M. subscutulo-auricularis (frontalis)*,
- M. subscutulo-auricularis intermedius cranialis*,
- M. subscutulo-auricularis intermedius caudalis*,
- M. auriculo-scutularis posterior profundus*,
- Die lateralen *Mm. auricularis proprij*.

M. zygomatico-labialis (Abb. 1, 20 und 21)

Der *M. zygomatico-labialis* ist ein langer, schlanker Muskel, der am Jochbogen ein kleines Stück hinter dem lateralen Augenwinkel entspringt. Das Ursprungsfeld ist schräg gestellt und liegt dicht an den Saum zwischen dem Jochbein und dem *Proc. zygomaticus* heran; letzterer geht beim Elch nicht in die Wand der Orbita ein (Abb. 25). Der Ursprungsteil, der allein aus einem langen, schlanken Sehnenband besteht, ist am dorsalen Rand am kräftigsten. Das eigentliche Sehnenband beträgt mehr als ein Drittel der Länge des Muskels (Abb. 20). Es erstreckt sich etwas weiter nach vorne als die vordere Kante des *Sphincter colli prof. pars palpebralis*. Der eigentliche Muskelteil ist flach, aber ziemlich kräftig. Die Muskelfasern verlaufen parallel gegen den Mundwinkel zu. Es dringt der größte Teil der Muskelfasern etwas dorsal, ein kleinerer Teil ventral zum Mundwinkel in die *Pars oris*-Muskulatur ein (Abb. 20—22). Die dorsalen Muskelfasern lassen sich ein ziemlich

langes Stück in die Oberlippe hinein verfolgen. Bei seinem Verlauf vom Ursprung zur Anheftung läuft er über die Pars palpebralis, den *M. retractor anguli oculi medialis profundus* — in der tierärztlichen Anatomie auch *M. malaris* genannt —, sowie über den dorsalen Teil des *M. buccinatorius* hinüber, ehe er in die Gegend um den Mundwinkel eindringt. Hier tritt ein Teil der *Platysmafasern* unter dem *M. zygomatico-labialis* ein, andere, die oberflächlicheren derselben laufen über den Muskel hinweg (Abb. 1 und 20).

M. subscutulo-auricularis (frontalis) (Abb. 10, 12 und 17)

Dieser Muskel besteht aus zwei fast gänzlich getrennten Portionen, die beide von der Unterseite der *Cartilago scutularis* ausgehen (Abb. 12 und 17). Die innere Portion liegt mit ihrem distalen Ende dicht an den Schädel heran und wird *Pars medialis* genannt, während die äußere Portion an den Ohrknorpel heranliegt und die Bezeichnung *Pars lateralis* führt.

M. subscutulo-auricularis (frontalis) p. medialis (Abb. 10, 12 und 17)

Der *M. subscutulo-auricularis (frontalis) p. medialis* hat eine recht eigentümliche Form. Er besteht nur aus einer dünnen Muskelplatte, die auf der Unterseite der *Cartilago scutularis* gemeinsam mit der *p. lateralis* und dem *M. subscutulo-auricularis intermedius p. cranialis* entspringt (Abb. 17 und 12). Das Ursprungsfeld liegt zwischen den Ursprungsfeldern dieser beiden Muskelportionen (Abb. 10). Die Fasern verlaufen, ungewöhnlich stark divergierend, vorwiegend in caudaler Richtung, und ein Teil derselben drückt sich ziemlich fest an die Unterseite des *M. cervico-auricularis ant. prof.* Die dorsal oder medial verlaufenden Fasern schwingen etwas über den Schädel ein, wo sie mit den gewundenen Fasern im *M. cervico-aur. ant. prof.* in Verbindung stehen, und diese Fasern verleihen dem distalen Teil der Muskelplatte ein viel breiteres Aussehen als es in Wirklichkeit ist. Die übrigen Muskelfasern schwingen auf die Innenseite des *M. mandibulo-auricularis* ein (Abb. 17) und schreiten hinab auf die kaudale Seite des knöchernen Ohranges, um sich teils am Schädel, teils am Ohrgang selbst zu befestigen.

In der Nähe seines Ursprungs lassen sich die Muskelfasern dieses Muskels nicht von jenen der *p. lateralis* und ebenso wenig von jenen der *M. subscutulo-auricularis intermedius cranialis* trennen.

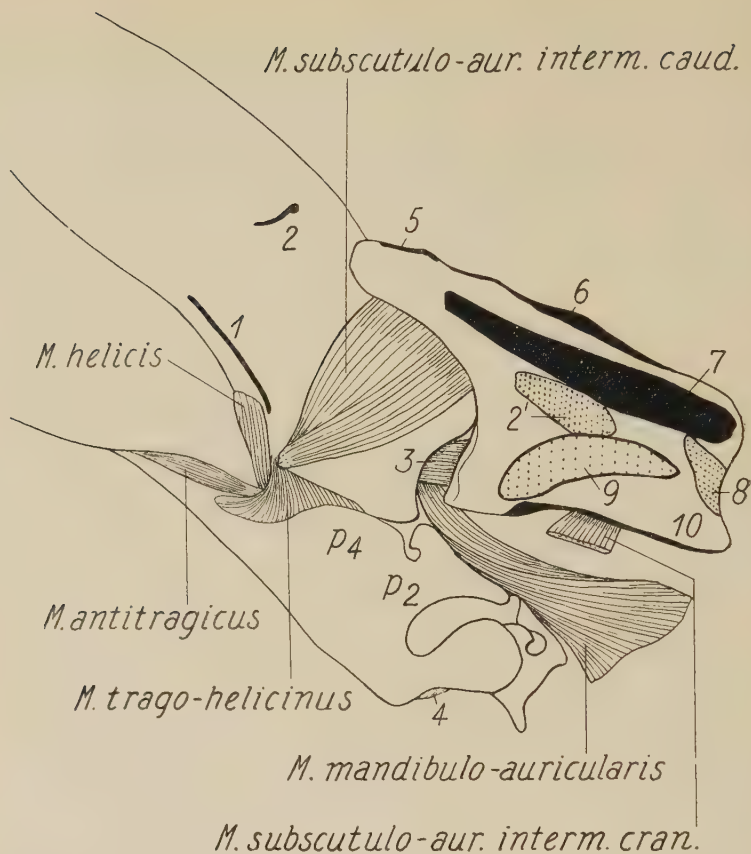


Abb. 16. *Cervus alces*, rechte Seite, Insertions- und Ursprungsfelder auf der Dorsalseite der Cartilago-scutularis zeigend, sowie der Verlauf des *M. mandibulo-auricularis* und einiger anderer Muskeln. 1 = Insertion des *M. auricularis ant. sup.*; 2 und 2' = Ursprung, bzw. Insertion des *M. auriculo-scutularis post. prof.*; 3 = *M. subscutulo-auricularis (frontalis)*; 4 = *M. cervico-aur. post. prof.*; 5 = Insertion des *M. cervico-scutularis p. post.*; 6 = Ursprung des *M. interscutularis*; 7 = Ursprung und Insertion der Fasern des *M. auricularis ant. inf.*; 8 = Insertion des *M. fronto-scutularis p. superf.*; 9 = Ursprung des *M. depressor helicis*; 10 = Insertion eines Teiles des *M. auricularis ant. inf.*; p_2 und p_4 = Posteron 2 und 4

M. subscutulo-auricularis (frontalis) p. lateralis (Abb. 10, 12 und 17)

Diese Muskelportion entspringt mit einem ziemlich großen Ursprungsfeld ungefähr auf der Mitte der Unterseite der Cartilago scutularis (Abb. 10) in engem Zusammenhang mit der vorhergehenden Portion. Es ist ein ungewöhnlich kräftiger und massiver Muskel, dessen Fasern in caudaler Richtung auf den basalen Teil des Ohrknorpels hin verlaufen. Sie nehmen ein kleineres Bündel von der äußeren Fläche der Pars medialis auf (Abb. 12). Von der

Unterseite gesehen (Abb. 17) wird der Ursprungsteil der Pars lateralis und medialis vom medialen (dorsalen) Ende des M. subscutuloauricularis intermedius cranialis verdeckt. Es zeigt sich zugleich, daß der M. mandibuloauricularis auf die Außenseite der Pars lateralis hinaufgeht.

Der caudale Teil des Ursprungsfeldes ist beinahe vom übrigen Teil getrennt (Abb. 10), und die Fasern von diesem Feld gehen an das distale Ende des basal auf der medialen Fläche des Ohrknorpels (Eminentia conchae) liegenden Insertionsfeldes.

Der M. subscutuloauricularis (frontalis) erinnert ziemlich stark an den gleichen, etwas einfacheren Muskel beim Kaninchen, wo sein Ursprung — vermutlich auf Grund des sehr speziell entwickelten und kräftigen Anteron 5 — auf diesem zu finden ist (Meinertzt 1935).

Die *M. subscutuloauricularis intermedius*-Platte

(Abb. 10, 12 und 17)

Beim Kaninchen (Meinertzt 1935, II¹ und II²) ist diese Muskelplatte recht einfach gestaltet; ihr cranialer Teil geht gleichmäßig in die Intermedioauriculolabialis-Platte über, ein Verhältnis das zeigt, daß der M. subscutuloauricularis intermedius ein Ableitungsprodukt der Intermediärplatte, eventuell ihrer tieferen Faserschichten, ist. Beim Elch liegen die Verhältnisse nicht so einfach. Bei diesem ist die Muskelplatte erst einmal in zwei Muskeln geteilt, die vom M. subscutuloauricularis (frontalis) getrennt werden (Abb. 17). Ferner teilt sich der caudale Teil der Platte wieder in zwei Portionen, deren jede von ihnen Schichtenspaltungen aufweist (Abb. 12). Prinzipiell sind die Verhältnisse beim Kaninchen und beim Elch die gleichen, aber ohne Kenntniss der Verhältnisse bei ersterem wäre es kaum möglich zum richtigen Verständnis der komplizierten Topographie beim letzteren zu gelangen.

M. subscutuloauricularis intermedius cranialis

(Abb. 10, 12, 14, 15 und 17)

Dieser Muskel entspringt latero-cranial auf der Unterseite der Cartilago scutularis (Abb. 10). Zunächst dem Ursprungsfeld steht er in muskulärer Verbindung mit den zwei Portionen im M. subscutuloauricularis (frontalis), woraus hervorgeht, daß die Differenzierung nicht vollständig durchgeführt ist. Es ist ein zarter, aber ziemlich konzentrierter Muskel, dessen Fasern stark divergierend

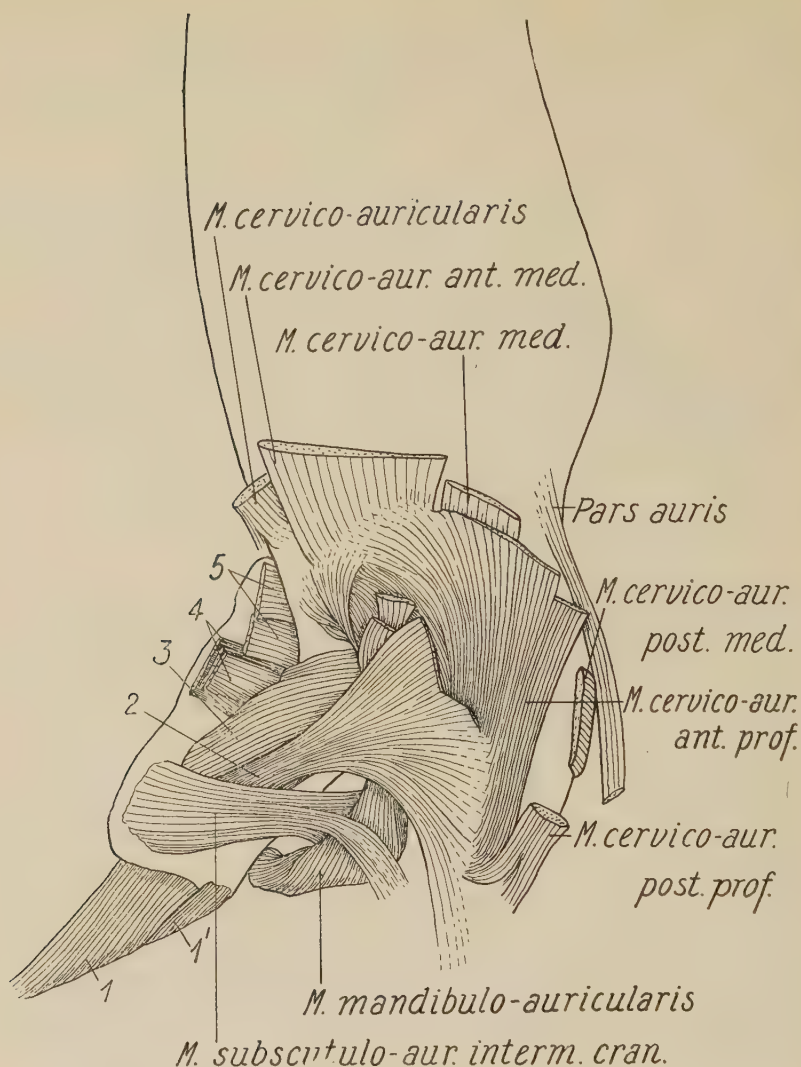


Abb. 17. *Cervus alces*, rechtes Ohr in Medialansicht. Die cervico-auriculären Muskeln sind zunächst der dorsalen Medianlinie durchschnitten und das ganze Ohr ist seitlich gelegt. 1 und 1' = p. superf.; bzw. p. prof. des *M. fronto-scutularis*; 2 und 3 = p. medialis, bzw. p. lateralis des *M. subscutulo-auricularis* (frontalis); 4 und 5 = Portio scutulo-occipitalis, bzw. Portio auriculo-scutulo-occipitalis des *M. subscutulo-auricularis* intermedius caudalis. Die distalen Faserenden (abgetrennt) vom *M. cervico-aur. ant. prof.* treten zwischen die Muskeln der Mediusschicht ein

in ventraler Richtung auf den *M. mandibulo-auricularis* hinab und hinein auf die Medialseite des Tubus verlaufen (Abb. 14 und 15). Mit Ausnahme der caudalen Fasern setzen sich alle Fasern in

eine dünne Sehnenplatte fort. Die cranialen Fasern der Sehnenplatte inserieren auf der Außenseite des M. mandibulo-auricularis. Die restlichen laufen, zusammen mit den caudalen Muskelfasern, wie bereits erwähnt, auf die Medialseite des Tubus hinab. Hier befestigen sich Muskel und Sehnenblatt mit dem größten Teil ihrer Fasern teils auf der Außenseite von Posteron 2 (3 in Abb. 19) zunächst dem proximalen Teil seines freien Randes, teils auf dem angrenzenden Teil der Cartilago annularis, sowie im Bindegewebe zwischen diesen beiden Knorpeln.

Der M. subscutulo-aur. interm. cran. verläuft, wie bereits gezeigt, über die Lateralseite des M. mandibulo-aur. hinweg, doch wird unter seinem Verlauf auf der Unterseite der Cartilago scutularis ein Bündel tiefer Muskelfasern abgespalten, das auf die Innenseite des M. mandibulo-lab. einläuft (Abb. 17). Diese Fasern inserieren mit einem dünnen Sehnenblatt am Schädel gerade hinter dem Ursprung des M. mandibulo-auricularis (1 in Abb. 25).

M. subscutulo-auricularis intermedius caudalis

(Abb. 6, 10, 12, 14, 15, 17 und 18)

Der gesamte M. subscutulo-aur. intermedius caud. besteht aus bis zu fünf, mehr oder weniger zarten Muskelplatten, deren Fasern, wie bei dem vorherbesprochenen Muskel, vorwiegend in dorso-ventraler Richtung, nach der Längsachse des Kopfes genommen, verlaufen. Mit Hinweis auf die Verhältnisse beim Kaninchen, sowie in Anbetracht der vorliegenden, muskeltopographischen Verhältnisse muß dieser und der vorherige Muskel als ein caudales Derivat der Intermediärplatte betrachtet werden (Abb. 14, 15 und 17). Der vorhergehende Muskel erreicht nur den medialen Rand der Cartilago scutularis, während beim M. subscutulo-aur. interm. caud. ein großer Teil der Fasern ein gutes Stück auf die Dorsal-seite des Schädels vorrückt (Abb. 6 und 18), wobei ein Teil der Fasern auf der Unterseite der Cartilago scutularis entspringt oder sich anheftet.

Nach den topographischen Verhältnissen ist es natürlich, den Muskel in zwei Portionen einzuteilen; in die: *Portio scutulo-occipitalis* und die *Portio auriculo-scutulo-occipitalis*. Die erstere derselben besteht bei dem untersuchten Elch aus drei dünnen Muskelplatten, die letztere aus zweien, die aber von etwas komplizierterem Bau sind (Abb. 12 und 17).

Die *Portio scutulo-occipitalis* ist die vordere der beiden Portionen (Abb. 6 und 18). Sie entspringt auf der Unterseite der Cartilago scutularis, und das Ursprungsfeld ist zum Teil zwischen die Felder im geteilten Ursprung des *M. subscutulo-aur.* (front.) p. lat. eingeklemmt (Abb. 10).

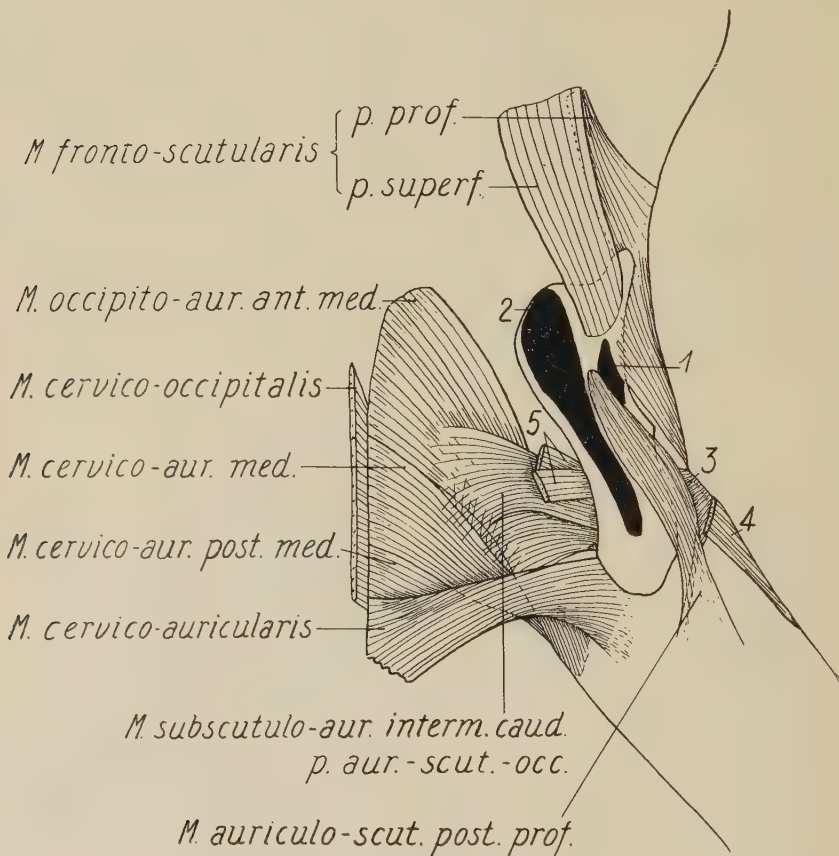


Abb. 18. *Cervus alces*, rechte Seite, in Dorsalansicht, die präauriculären und cervico-auriculären Muskeln zeigend. 1 = Ursprung des *M. depressor helcis*; 2 = Anheftung und Ursprung für Fasern im *M. auricularis ant. sup.*; 3 = *M. subscutulo-auricularis intermedius caud. portio auriculo-scutulo-occipitalis*; 4 = *M. auricularis ant. sup.*; 5 = *M. subscutulo-auricularis intermedius caud. p. scutulo-occipitalis*

Die *Portio scutulo-occipitalis* besteht aus drei sehr zarten, dünnen Muskelplatten (Abb. 12 und 17), die unter der Cartilago scutularis in drei Schichten liegen. Die tiefe und mittlere Schicht (Abb. 6) sind dorso-medial mit dem *M. cervico-occipitalis*, die oberflächliche mit dem *M. interscutularis* in Verbindung. Beide

verlaufen gemeinsam mit schwach divergierenden Fasern unter den *M. cervico-occipitalis* ein. Der caudale Rand der Mittelschicht und der *M. cervico-occ.* setzen sich ineinander fort, so daß man auf den ersten Blick glaubt, eine einzelne Muskelplatte vor sich zu haben. Die übrigen Fasern verteilen sich auf der Unterseite dieses Muskels. Die tiefe Schicht verteilt ebenfalls ihre Fasern auf der Unterseite des *M. cervico-occ.*, aber mehr cranial als die Mittelschicht. Einzelne der Fasern sind ineinander verflochten, und auf einem bestimmten Feld ist die Faserrichtung sowohl des *M. cervico-occ.* wie der beiden Schichten der *Portio scut.-occ.* die gleiche, und sie sind daher schwer voneinander zu trennen. Der Kontakt zwischen den beiden Muskeln ist ein sekundärer.

Die oberflächliche Schicht ist dünn wie die beiden andern Schichten. Die Fasern verlaufen divergierend über den Schädel ein zwischen zwei Muskelschichten, nämlich dem genannten, *cervico-auriculären M. cervico-occ.* und dem *präauriculären M. inter-scutularis*. Sie ist der Unterseite des letzteren angedrückt, und ihre zerstreuten Fasern sind schwierig zu erkennen, wenn man sie nicht vom Ursprung verfolgt.

Die *Portio auriculo-scutulo-occipitalis*. Während die vorherige Portion von der *Cartilago scutularis* ausging und auf den Schädel hineinlief, geht diese Portion vom Ohrknorpel selbst aus und läuft auch auf den Schädel ein, wird aber dabei von der *Cartilago scutularis* überlagert (Abb. 12, 14, 15 und 17). Diese Portion liegt caudal zur vorigen Portion und steht mit dem genannten Knorpel in Verbindung.

Die *Portio auriculo-scut.-occ.* entspringt auf der lateralen Seite des Ohres. Das Ursprungsfeld liegt auf der medialen Fläche des Knorpels am Übergang von Anteron 5 zu Anteron 6. Es liegt ganz dicht an den entsprechenden Feldern von *M. heliciis*, *M. trago-helicinus* und *M. auricularis ant. sup.* (10 in Abb. 19).

Der auriculäre Teil der Muskelportionen wird zum größten Teil vom *M. auricularis ant. sup.* verdeckt (Abb. 2 und 13). Auf der Strecke vom Ursprung zum lateralen Rand der *Cartilago scutularis* haben die Muskelfasern einen sehr stark divergierenden Verlauf (Abb. 15).

Bei einer Beobachtung von der Unterseite der *Cartilago scutularis* zeigt es sich, daß sich der Muskel über dem Schädel zwischen der Mediusschicht und der oberflächlichen Schicht der *cervico-auriculären Muskulatur* fortsetzt unter ständigem Kontakt mit letz-

terer Schicht (Abb. 18). Dieser Teil der Muskelplatte ist zweischichtig, und die tiefere Schicht ist die caudalere. Die craniale, obere Schicht der Muskelplatte schwingt über den *M. cervico-auricularis ant. med.* hinein und inseriert in der kräftigen Bindegewebeplatte über diesem Muskel, ja einzelne der Muskelfasern dringen sogar in ihn hinein. Auch die hintere, tiefe Schicht der Muskelplatte legt sich über den *M. cervico-auricularis ant. med.* hinüber. Anscheinend dringen diese Muskelfasern zwischen den Mediusmuskel und den *M. cervico-auricularis med.* hinab (Abb. 18). Indessen handelt es sich in diesem Feld um zwei Muskeln, indem der *M. cervico-auricularis ant. prof.* einen Teil seiner Muskelfasern zwischen die zwei Mediusmuskeln hinaufsendet (angedeutet in Abb. 3), diese sich wieder mit den Fasern von der hier erwähnten caudalen, tiefen Schicht mischen und kreuzen. Einige der vorderen Muskelfasern des *M. cervico-auricularis* und zwar aus dem auf der Unterseite der *Cartilago scutularis* inserierenden Teil, stehen (sekundär) mit der caudalen Kante der *Portio aur.-scut.-occ.* in Verbindung (Abb. 8).

Zum Verständnis der Insertionsverhältnisse dieser Muskelportion auf der Unterseite der *Cartilago scutularis* wäre folgendes anzuführen:

Die dorsalen (oberflächlichen) Fasern des *M. subscutulo-auricularis intermedius caudalis* werden durch den Knorpel unterbrochen (Druckwirkung) und befestigen sich caudo-lateral auf der Unterseite desselben; da sie sich aber über den Schädel hinein fortsetzen, haben sie auch ihren Ursprung am Knorpel (Abb. 10). Die ventralen (tiefen) Fasern des Muskels haben keinen Kontakt mit dem Knorpel und setzen sich direkt über den Schädel weiter fort.

Von der Dorsomedianlinie des Schädels (Hinterhaupt) schiebt sich der retro-auriculäre *M. cervico-scutularis p. post.* unter die *Cartilago scutularis* ein. Weitaus die Mehrzahl der Fasern dieses Muskels inseriert auf der Unterseite des Knorpels, vorwiegend caudo-medial (Abb. 10). Diese beiden Insertionsfelder grenzen nicht nur aneinander, sondern es kreuzen sich auch die Fasern der beiden genannten Muskeln oder dringen ineinander im mittleren Teil des Insertionsfeldes ein. Einzelne tiefe Fasern des *M. cervico-scutularis p. post.* inserieren nicht am Knorpel, sondern setzen sich in latero-ventraler Richtung auf der Unterseite der *Portio-auriculo-scutulo-occ.* weiter fort. Da die Fasern beider Muskeln dieselbe Richtung haben, bekommt man bei einer Beobachtung derselben

von der Unterseite her den Eindruck, daß es sich nur um einen Muskel handelt. Die Verbindung ist indessen sekundär, da der einen derselben ein prä-auriculärer, der andere ein retro-auriculärer Muskel ist.

M. auriculo-scutularis posterior profundus (Abb. 2, 4, 8, 13 und 15)

Dieser Muskel entspringt auf der cranialen Rundung des Ohrknorpels. Das Ursprungsfeld liegt zwischen jenen des *M. auricularis ant. sup.* und des *M. cervico-aur.* Er entspringt mit einem langen, schmalen und kräftigen Sehnenblatt, das auf der Unterseite durch eine kleine, rundliche Sehne verstärkt wird (Abb. 8 und 13). Er verläuft in nasaler Richtung über den lateralen Teil der *Cartilago scutularis*. Das Insertionsfeld liegt zwischen dem Insertionsfeld des *M. auricularis ant. sup.* und dem des *M. depressor heliciis* (Abb. 19). Die Muskelfasern inserieren direkt am Insertionsfeld. Nur die lateralen Fasern im Muskel sind es, die mit der rundlichen Sehne verbunden sind; diese kreuzt sich übrigens mit dem Sehnenblatt und inseriert am Ohrknorpel im medialen Eck des Sehnenblattes. Der *M. auriculo-scutularis post. prof.* wird in seiner ganzen Ausdehnung sichtbar, wenn der *M. auricularis ant. sup.* entfernt wird (Abb. 13 und 15).

Der *M. auriculo-scutularis post. prof.* kommt ebenfalls beim Moschusochsen vor und zwar unter gleichen topographischen Verhältnissen. Er ist hier und in meiner Untersuchung über den Moschusochsen als zur tiefen Schicht gehörend eingestellt worden, doch muß seine Einordnung bis auf weiteres als unsicher betrachtet werden.

Die lateralen *Mm. auriculares proprii*

Beim Elch können zwei Muskeln auf diese Muskelgruppe hingewiesen werden, nämlich der *M. trago-helicinus* und der *M. concho-helicinus*.

M. trago-helicinus (Abb. 16 und 19)

Auf der lateralen Seite des Ohrknorpels kommt der *M. trago-helicinus* am dorsalen Rand des *M. auricularis ant. inf.* zutage. Er entspringt auf dem größten Teil von *Posteron 4*, und er verläuft mit konvergierenden Fasern auf die distale Hälfte des freien Randes von *Anteron 5* zu, wo er inseriert (Abb. 16 und 19). Die caudalen Muskelfasern stehen in inniger Verbindung mit dem *M. auricularis ant. inf.* zunächst seinem Ursprung, und diese Verbindung muß vermutlich als eine primäre betrachtet werden (Abb. 14).



Abb. 19. *Cervus alces*, rechter Ohrknorpel in Lateralansicht, Ursprung und Insertionen von präauriculären und retro-auriculären Muskeln zeigend. a und a' = Ursprung und Insertion des M. helcis; b und b' = Ursprung und Insertion des M. antitragicus; c = Insertion des M. mandibulo-auricularis; d = Insertion des M. cervico-scutularis; e = Insertion des M. cervico-auricularis ant. prof. (das proximale, nicht sichtbare Ende macht die eine Insertion des M. cervico-aur. post. prof. aus); f = Ursprung (Insertion) der Pars auris; g = die caudale Insertion des M. cervico-aur. post. prof.; h = Insertion des M. cervico-aur. post. med.; 1 = Ursprung des M. auricularis ant. inf.; 2 und 2' = Ursprung und Insertion des M. trago-helcinus; 3 = Ursprung des M. subscutulo-aur. intermedius cranialis; 4 und 4' = Insertion und Anheftung des M. auriculo-scutularis post. prof.; 5 = Ursprung des M. inter-scutularis; 6 = Ursprung des M. auricularis ant. sup. und 6' = Ursprungs- und Insertionsfeld für tiefe Fasern im selben Muskel; 7 = Insertion für einen Teil des M. auricularis ant. inf.; 8 = Ursprung des M. depressor helcis; 9 = Insertion für die superficielle Portion des M. fronto-scutularis; 10 = Ursprung des M. subscutulo-aur. intermedius caud.

M. concho-helcinus

Der *M. concho-helcinus* ist ein kleiner, kurzer und kräftiger Muskel (Abb. 11 und 19), der auf der äußeren (medialen) Fläche

von Anteron 4, zunächst dem freien Rand des Knorpellappen entspringt. Die Muskelfasern verlaufen aufwärts in der Längsrichtung des Ohres nach der inneren (lateralen) Fläche des basalen Ecks von Anteron 5, das an die Incia 4 anliegt.

Die orbito-nasale Muskulatur

Zur orbito-nasalen Muskulatur gehören die mit dem Auge und dem dorso-lateralen Teil des Nasenrückens verbundenen Muskeln. Sie bestehen aus:

- M. frontalis (orbitalis),
- M. orbicularis oculi,
- M. retractor anguli oculi medialis profundus,
- M. naso-labialis superficiales.

Wie bereits erwähnt, findet sich auch ein M. retractor anguli oculi lateralis vor, doch muß dieser Muskel beim Elch vermutlich der präauriculären Muskulatur zugerechnet werden.

M. frontalis (orbitalis) (Abb. 1 und 4)

Dieser Muskel ist dem betreffenden Muskel beim Moschusochsen sehr ähnlich (Meinertz 1954). Er entspringt im Bindegewebe über dem Os frontale und verläuft mit schwach konvergierenden Fasern auf die Orbita zu (Abb. 4 und 1). Hier dringen die Muskelfasern zwischen die dorsalen Fasern des M. orbicularis oculi ein. Die kaudalen Fasern der Muskelplatte reichen nach hinten nicht ganz bis zum lateralen Augenwinkel, die nasalen bis etwas vor die Begrenzung der Orbita. Ganz vorne sind diese Fasern nicht von den Fasern des M. orbicularis oculi zu trennen. Hier besteht also eine muskuläre Verbindung zwischen den beiden Muskeln, und diese Verbindung muß als eine primäre betrachtet werden.

M. orbicularis oculi (Abb. 1, 2 und 4)

Der M. orbicularis oculi ist ein oberflächlicher Muskel von typischem Aussehen (Abb. 1, 2 und 4). Ein ansehnlicher Teil der Muskelfaser geht vom Ligamentum am medialen Augenwinkel aus. Die am Rand des Augenlides verlaufenden Fasern umkreisen ungebrochen die Spalte des Augenlides und kehren zum Ausgangspunkt zurück. Die periphärischen Fasern, sowohl dorsal wie ventral zum Auge, sind über der Mitte abgerissen, und diese abgerissenen Fasern bekommen einen immer stärker dorso-ventral gerichteten Verlauf. Vor dem medialen Augenwinkel besteht ein gleichmäßiger Übergang zwischen den dorsalen Fasern und dem

vorderen Teil des *M. frontalis (orbitalis)*, einige der Fasern verlaufen divergierend in nasaler Richtung. Ventral zum Auge kreuzen sich die Fasern mit solchen vom *Platysma myoides*.

M. retractor anguli oculi medialis profundus (Abb. 20, 21 und 22)

Dieser Muskel entspringt am Schädel vor dem medialen Augenwinkel (Abb. 25). Sämtliche Muskelfasern verlaufen stark divergierend, teils ventral, teils ventro-oral. Die hinteren Fasern treten unter die *Pars palpebralis* ein. Die Mehrzahl der übrigen Fasern geht unter den *M. zygomatico-labialis* ein, die vordersten derselben decken gerade den Ursprungsteil der dorsalen Portion im *M. maxillo labialis*. Das dorso-nasale Eck wird vom *M. naso-labialis superf.* überlagert (Abb. 20 und 21).

Die Muskelfasern haben eine recht eigentümliche Anordnung. Erstens gibt es eine Anzahl von dorsalen Muskelfasern, die vom dorsalen Teil des Ursprungsfeldes ausgehen (5 in Abb. 21 und 22). Sie laufen ziemlich ausgeprägt in nasaler Richtung unter den *M. naso-lab. superf.* ein, ihm folgend und scheinbar einen Teil desselben bildend. Das heißt also, daß eine deutliche muskuläre Verbindung zwischen diesen beiden Muskeln besteht, und dies könnte auf einen gemeinsamen genetischen Ursprung hindeuten. Ferner ist die vorderste Hälfte des Muskels in besonderer Weise gespalten. Die dorsalsten (oberflächlichen) Fasern (Abb. 21 und 22) verlaufen über die Kante des *M. zyg. lab.*, ein etwas breiteres Faserfeld unter derselben. Eine noch breitere und tiefer gelegene Schicht geht ebenfalls unter diesen Muskel ein, und von diesem Muskel verborgen umschließen diese beiden Schichten die Fettschicht, in welcher der sehr kräftige Facialisnerv eingebettet ist. Untersucht man nun die Verbindung dieses Retractormuskels mit den medialen Fasern des *M. orbicularis oculi*, so zeigt sich, daß die dorso-medialen Fasern des letzteren ganz gleichmäßig in den *M. retractor anguli oc. med. prof.* übergehen. Es ergibt sich also auch hier ein genetischer Zusammenhang zwischen diesen beiden Muskeln, wobei aber zu bemerken ist, daß diese Verbindung nur mit den tieferen Muskelfasern im *M. orbicularis oculi* vor sich geht. Die drei Muskeln: *M. orbicularis oculi*, *M. retractor ang. oc. med. prof.* und *M. naso-lab. superf.* sind auf Grund ihrer muskulären Verbindung aller Wahrscheinlichkeit nach von ein und derselben primären Muskelplatte abzuleiten.

M. naso labialis superficialis (Abb. 20 und 23).

Der *M. naso labialis superficialis* ist eine Muskelplatte von sehr großer Ausdehnung. Von der Seite gesehen, nimmt sie sozusagen das ganze Feld zwischen dem medialen Augenwinkel und der verdeckten lateralen „Tasche“ des Nasenloches ein (Abb. 20). Er entspringt auf dem Nasenrücken, verläuft mit oral gerichteten Muskelfasern an der Seite des Nasenrückens hinab und reicht hinten

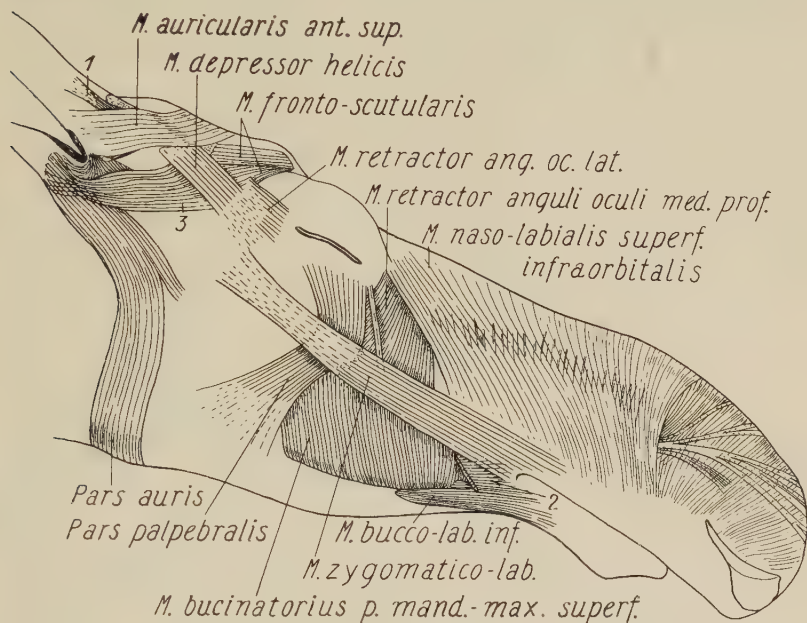


Abb. 20. *Cervus alces*, rechte Seite, die Pars auris und die Schnauzenmuskeln zeigend, nach Entfernung des *Platysma myoides*. 1 = *M. auriculo-scutularis post. prof.*; 2 = Stumpf vom *Platysma myoides*; 3 = *M. auricularis ant. inf.* Die den *M. naso-labialis superf.* durchdringenden Fasern stammen vom *M. naso-labialis lateralis prof.* Dorsal zum äußeren Nasenloch wird eine der Sehnen des *M. maxillo-labialis* sichtbar

ganz hinab bis zum dorsalen Rand des *M. zyg.-lab.* Vor diesem Muskel dringen die Fasern ungefähr auf gleicher Höhe in die Oberlippe ein. Hinten entspringen die Fasern etwas lateral zur Medianlinie des Nasenrückens; vorne entspringen sie in der Medianlinie oder etwas innerhalb der kontralateralen Seite. Die vordere Begrenzung des Muskels ist beiläufig transversal. Am Vorderrand des Muskels kommt eine sehr kräftige, fingerförmige, geästelte Sehne zum Vorschein, deren einzelne Verzweigungen auf den Rücken der Schnauzenspitze hinauswandern. Diese Sehne ist die dorsale Maxillo-labialis-Sehne.

Legt man einige Zentimeter dorsal zum *M. zyg. lab.* einen Längsschnitt durch den *M. naso-labialis superf.* und hebt den Muskel über den Nasenrücken hinüber, so zeigt sich, daß die dorsal entspringenden Fasern des *M. retractor anguli oculi med. prof.* sich mit den kaudalen Fasern des *M. naso-lab. superf.* verbinden (s. oben) und mit ihnen gemeinsam bis zu deren Insertion um den *M. zyg. lab.* weiterlaufen. Es ist wahrscheinlich, daß es sich um eine primäre Verbindung handelt, die in einem solchen Fall die Verwandtschaft zwischen diesen beiden Muskeln bestätigen würde.

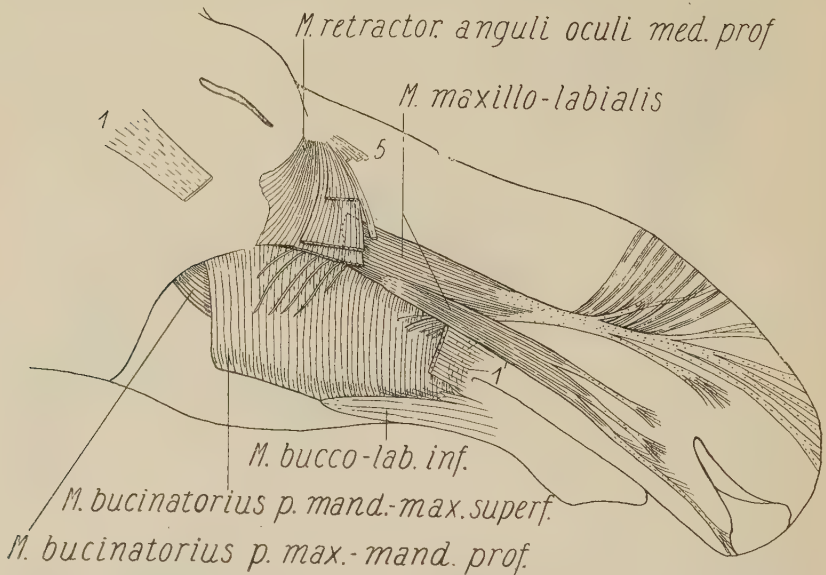


Abb. 21. *Cervus alces*, rechte Seite, die tiefer liegenden Muskeln in der Schnauzenregion zeigend. 1 und 1' vorderes, bzw. hinteres Ende des *M. zygomatico-labialis*. 5 = Fasern, die sich dem *M. naso-lab. superf.* anschließen

Vor dem erwähnten transversalen Vorderrand des *M. naso-labialis superf.* liegt dorsal und dorso-lateral eine dünne Muskelschicht, deren dorso-ventral verlaufende Fasern vom Nasenrücken hinab, teils gegen die Nasenöffnung selbst, teils kaudal von ihr gehen. Die Muskelschicht liegt innerhalb der Maxillo-labialis-Sehne, ist also vom *M. naso-labialis superf.* getrennt, bildet aber eine topographische Fortsetzung desselben. Es handelt sich wahrscheinlich um den vorderen, durch die genannte Sehne abgespaltenen Teil des *M. naso-labialis superf.*, doch ist zu bemerken, daß die volle Sicherheit erst erreicht ist, wenn es gelingt Klarheit über

die Innervationsverhältnisse zu bekommen. Sollte meine Auffassung nicht richtig sein, so muß untersucht werden, ob es sich um losgerissene, sekundäre, oberflächliche Fasern vom M. naso-labialis prof. handelt (Abb. 23).

Norbert Nokolai (1954) kommt beim Schwein zu der Erkenntnis, daß der M. naso labialis superficialis ein Derivat der Pars oris ist. — Die gleiche Möglichkeit ergibt sich beim Elch für diesen Muskel. Wenn ich ihn dessen ungeachtet als zur Orbito-nasalen Muskulatur gehörend aufstelle, als Derivat der Pars intermedia, so geschieht es erstens auf Grund der früher angeführten muskulären Verbindung zwischen ihm und dem M. retractor ang. oc. prof. und durch diesen mit dem M. orbicularis oculi, und zweitens wegen der losen Verbindung des dem M. naso-labialis superf. zugehörenden Nervenastes mit dem Ramus bucco-labialis superior. Es liegt hier ein Problem vor, dessen Lösung vermutlich Untersuchungen bei anderen Huftieren vorbehalten bleiben muß.

3. *Pars palpebralis* (Abb. 20, 22)

Der Sphincter colli profundus pars palpebralis entspricht in Aussehen und Stellung dem Muskel gleichen Namens beim Moschusochsen. Er entspringt zwischen den Orbicularis oculi-Fasern im unteren Augenlid. Die Muskelplatte ist relativ dünn, und die Muskelfasern verlaufen fast parallel in ventraler Richtung unter die M. zygomatico-labialis-Sehne und über die Wange hinab (Abb. 20). Hier gehen die Muskelfasern in feine Sehnenfasern über, deren hintere $\frac{2}{3}$ sich an der Oberflächensehne des M. masseter befestigen, während die restlichen in das Bindegewebe vor diesen Muskel eingehen. Die ganze Muskelplatte ist bei dem fixierten Exemplar schwach nach vorne gebogen. Im dorsalen Teil ist der vordere Rand der Muskelfasern etwas schütter. Ein einzelnes kraniales Faserbündel ist von den übrigen ganz abgetrennt. Die Innervationsverhältnisse wie beim Moschusochsen.

4. *Die Pars oris und ihre Derivate*

Sämtliche Schnauzenmuskeln mit Ausnahme des M. naso-labialis superf. gehören zu dieser Gruppe. Reste eines primitiven Sphincter kommen nicht vor, wenn man nicht den wenig umgebil-

deten *M. bucinatorius* p. *orbicularis oris* als solchen bezeichnen will. Die *Pars oris*-Derivate sind folgende:

M. maxillo-labialis,
M. naso-labialis dorsalis profundus,
M. naso-labialis lateralis profundus,
M. bucinatorius.

Pars palpebralis

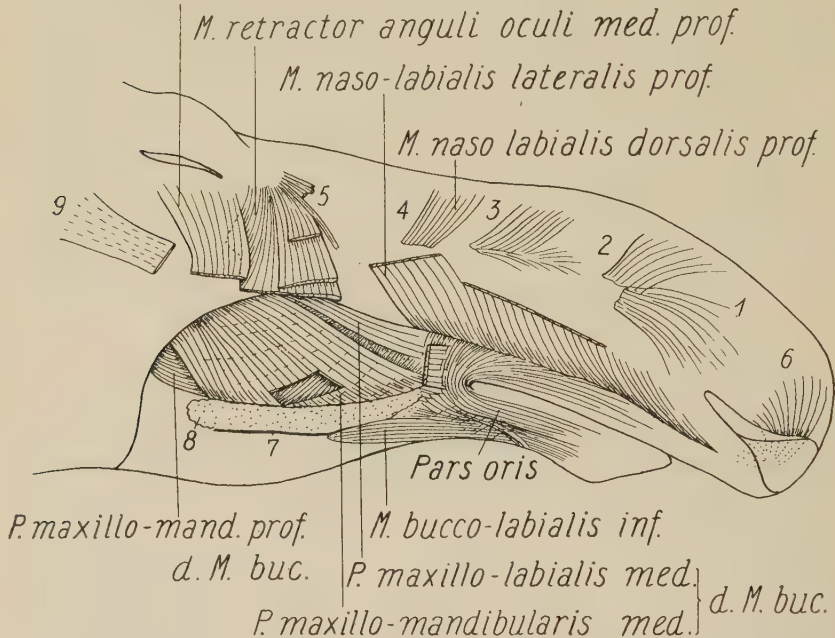


Abb. 22. *Cervus alces*, rechte Seite, die tiefen Muskeln der Schnauzenregion zeigend. Der *M. bucinatorius* p. *maxillo-mandibularis* med. ist gefenstert; 1—6 = Portionen im *M. naso-labialis* dors. prof.; 5 = Fasern, dem *M. naso-lab. superf.* angeschlossen; 6 = *P. nasalis* des *M. naso-labialis* dors. prof.; 7 = Ursprung des *M. bucinatorius* p. *mandibulo-max. superf.*; 8 = Drüsenmasse; 9 = Stumpf des *M. zygomatico-lab.*, dessen distales Ende gerade hinter dem Mundwinkel sichtbar wird. Zwischen *Pars oris* und *M. bucco-labialis* inf. werden Fasern der *Pars orbicularis* sichtbar

M. maxillo-labialis (Abb. 20, 21, 25).

Der *M. naso-labialis* teilt sich deutlich in zwei Portionen, eine dorsale und eine ventrale Portion. Die dorsale Portion entspringt am *Os maxillare* (Abb. 25), vom kranialen Rand des *M. retractor anguli oculi med. prof.* verborgen (Abb. 21). Die Muskelportion hat die Form eines sehr langgestreckten Kegels, der cranial in eine ungewöhnlich kräftige Sehne übergeht. Diese Sehne spaltet sich in mehrere Äste auf, die sämtliche auf die Dorsalseite des vorderen

Teiles des Nasenrückens einlaufen, wo sie sich weiter in flache Sehnenbänder teilen, die mit Ausnahme eines einzigen, ungefähr dorso median auf der Spitze des Nasenrückens inserieren (Abb. 20 und 21). Die Ausnahme, das ventrale Sehnenband, geht über die äußere, laterale Ausstülpung des Nasenloches hinab.

Die Hauptsehne scheint aber gewissermaßen mit dem *M. naso-lab. superf.* Verbindung zu haben. Vom dorsalen Teil des Nasenrückens gehen nämlich sehr kräftige Muskelfaserbündel abwärts und befestigen sich am dorsalen Rand der Sehne. Es bleibt dann die Frage, ob diese kräftigen Muskelfaserbündel, die übrigens etwas schütter verteilt liegen, dem *M. maxillo lab.* zugehören, oder ob es nur sekundär angeheftete Faserbündel vom *M. naso-lab. superf.* sind (Abb. 21). Ihrer Befestigung nach könnten sie zum *M. maxillo-labialis* gehören, aber der hinten im Feld erscheinende *M. naso-labialis superf.*, macht sich auch im fraglichen Bild selbst bemerkbar und hat scheinbar auch vor demselben Feld seine Fortsetzung (vergl. unter *M. naso-lab. superf.*). Das Problem kann nur durch eine Klarlegung der Innervationsverhältnisse und nicht auf Grund der vorliegenden, topographischen Verhältnisse gelöst werden.

Die ventrale Portion im *M. maxillo lab.* ist wohl kaum so kräftig wie die vorhergehende Portion. Sie läuft parallel mit der dorsalen Kante des *M. zyg. lab.* und sie entspringt vorwiegend auf der Oberfläche der vorherigen Portion, doch entspringt der ventrale, etwas tiefer liegende Teil auch noch auf dem *Os maxillare* (Abb. 25). Der Muskelbauch spaltet sich ein Stückchen hinter der lateralen Ausweitung des Nasenloches in drei Teile. Die beiden dorsalen abgespaltenen Bündel setzen sich einzeln in einer kräftigen Sehne fort, die auf die Außenseite der Ausweitung eintritt, sich in viele, feinere Sehnen aufspaltet und hier inseriert. Der ventrale Teil, der ungefähr $\frac{1}{3}$ des Muskels ausmacht, sendet eine sehr lange Sehne unter die Unterseite des äußeren Nasenloches. Von der Sehne aus gehen einzelne Muskelstriche in die Tiefe.

Die beiden Portionen des *M. maxillo-lab.* müssen unzweifelhaft als nahezu voll durchgeführte Differenzierungsprodukte betrachtet werden. Bei einer Anzahl von Nagern (*Lepus*, *Cavia*, *Marmota*, *Alactagulus*, *Epimys norvegicus* u. m. a.) findet sich sowohl ein *M. maxillo-labialis* wie ein *M. dilatator nasi* vor. Letzterer inseriert immer dorsal zum Nasenloch, ersterer ist etwas mehr variiert, inseriert aber am häufigsten unter und um

das Nasenloch. Dies führt mit sich, daß man — und zwar beim Elch — ziemlich wohl begründet die dorsale Portion als einen *M. dilatator nasi* und die ventrale Portion als einen *M. maxillo-labialis* auffassen kann.

M. naso-labialis dorsalis profundus (Abb. 22, 23, 25)

Der *M. naso-labialis dorsalis profundus* stellt eine unregelmäßige und unzusammenhängende Muskelplatte dar, die sich von der vorderen dorsalen Kante des Os maxillare bis zum Feld dorsal zum äußeren Nasenloch erstreckt (Abb. 22). Das Ursprungsfeld selbst ist ebenfalls etwas uneben, es ist in einem schwachen Bogen vorwiegend auf dem Nasenknorpel gelegen, nur der hintere Teil des Ursprungs liegt am Os maxillare et intermaxillare. Die Muskelmasse läßt sich im großen Ganzen in drei Muskelfelder einteilen. Das hinterste Feld entspringt am Knochen (Abb. 25). Der Faserverlauf ist ein vorwiegend dorsaler, bei schwach nasaler Neigung und die Fasern treten zwischen die des *M. naso-labialis* und die des *M. naso-labialis lateralis prof.* ein, insofern diese so hoch auf der Nasenseite hinaufreichen. Wenn wir dieses Feld mit Nr. 4 bezeichnen, so wird Feld Nr. 3 ein kleines Stück vor dem Feld Nr. 4 liegen. Die Muskelfasern dieses Feldes gehen hier vom Knorpel aus und laufen beiläufig in dorsaler Richtung, fallen aber in die Fasern des *M. naso-labialis* ein (Abb. 20). Zwischen Feld 2 und 3 ist ein ziemlich großer Abstand. Der Ursprung von Feld 2 liegt caudal zur lateralen Ausstülpung des Nasenknorpels. Auch diese Muskelfasern haben eine vorwiegend dorsale bis zu einem gewissen Grad aber auch nasale Richtung bei einem unregelmäßigen Faserverlauf. Alle treten zwischen die Fasern des *M. naso-labialis* und des *M. naso-labialis lat. prof.* ein. Das vorderste Muskelfeld (Nr. 1) hat seinen Ursprung ventral zu Feld 2 und in diesem Feld gehen die Muskelfasern vorwiegend in nasaler Richtung, einige davon etwas dorsaler und andere etwas ventraler (Abb. 23). Die tiefsten der Fasern schwingen in ventro-nasaler Richtung, und zwar gehen sie an die dorso-caudale Wand des äußeren Nasenloches, wo sie sich im Bindegewebe und dem innerhalb liegenden Knorpel befestigen. Betreffs der nasalen, oberflächlichen Fasern im *M. naso labialis superf.* vergl. diesen.

Vom vorderen Ende des Mittelkiefers (Os intermaxillare) und dem vorderen Rand der Nasenscheidewand geht eine kräftige,

stark konzentrierte Muskelportion ab, die dem *M. naso-labialis profundus pars nasalis et pars anterior* beim Moschusochsen gleichkommt (Abb. 22 und 23). Bei mehreren Nagern hat sich die-

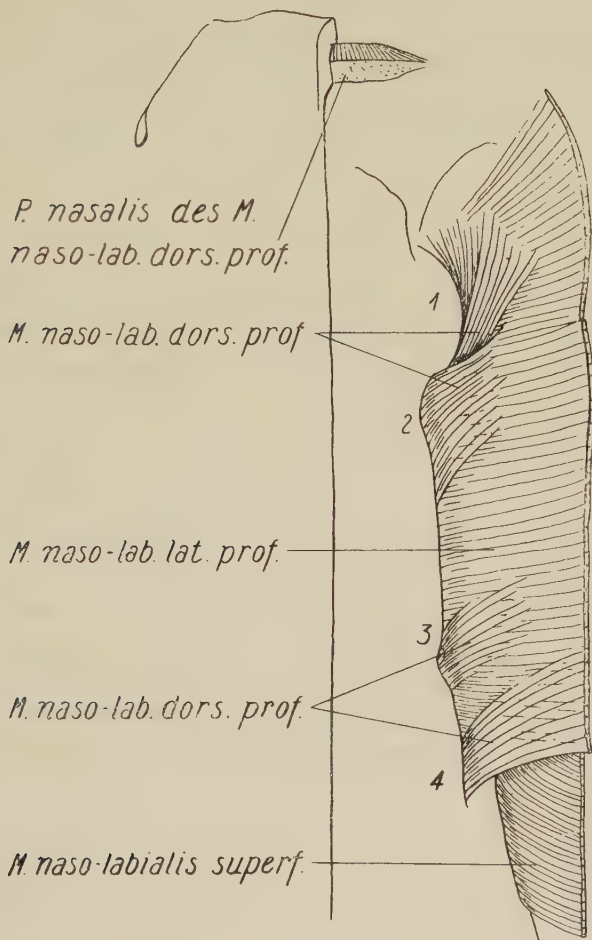


Abb. 23. *Cervus alces*, rechte Dorsalseite. Die Muskulatur zunächst der Medianlinie durchtrennt und zur Seite gelegt. 1—4 sind die im Text angeführten Portionen im *M. naso-lab.-dors. prof.*

ser Muskelabschnitt in mehrere selbständige Portionen herausdifferenziert. Beim Elch kann diese Portion als *Pars nasalis* bezeichnet werden. Die Muskelportionen laufen hier eigentlich nach allen Richtungen. Sie laufen dorsalwärts zur Medianlinie der Nase hinauf, sie laufen dorso-caudalwärts nach den Seiten, und sie laufen entlang dem Rand der Oberlippe in rein latero-caudaler

Richtung. Der größte Teil der Muskelfasern schließt sich dem vorderen und dem ventralen Rand des äußeren Nasenloches an. Das Insertionsfeld ist ziemlich groß. Die ventralen Fasern, d. h. diejenigen, die im Rand der Oberlippe verlaufen, reichen so weit nach hinten, daß sie mit den Muskelfasern im *M. orbicularis oris*, sowie mit den vorderen Fasern im *M. naso-lab. lat. prof.* in Verbindung kommen. Die dorsal und dorso-caudalwärts laufenden Fasern zwischen Nasenloch und Medianlinie erreichen nicht die Muskelfasern in Feld 1.

M. naso-labialis lateralis profundus (Abb. 22 und 23)

Der Ursprung dieses Muskels nimmt etwa $\frac{3}{4}$ der Unterseite des Zwischenkiefers, sowie den dahinter liegenden Teil des Oberkiefers ein und zwar bis auf etwa 2 cm Entfernung vom vordersten Backenzahn (Abb. 25). Die Muskelfasern zeigen einen vorwiegend dorsalen Verlauf (Abb. 22), doch haben die hinteren Fasern eine dorso-caudale Richtung. Von der Seite betrachtet, verlaufen die Fasern ganz vorne über der Mitte der Oberlippe sehr stark in dorso-caudaler Richtung und hier steht der vorderste Rand des Muskels in Verbindung mit der Pars nasalis des *M. naso-lab. dors. prof.* Im einzelnen wäre folgendes zu bemerken: Vom eigentlichen Ursprung am Knochen laufen die Muskelfasern vor allem in lateraler Richtung und schwingen dann um die laterale Kante des Knochens in dorsaler Richtung hinauf. Die Muskelplatte ist vorne 2—3mal so dick als hinten. Der allervorderste Teil, als der kräftigste, liegt zwischen der lateralen Ausstülpung des Nasenloches und der Mitte des Oberlippenrandes. Mit Ausnahme von ganz wenigen Muskelfasern durchdringen sämtliche den *M. naso-labialis superf.* in einem Längsfeld, das auf der Seite der Schnauze gelegen ist (Abb. 20). Im caudalen Teil des Muskels gesellt sich jedoch ein Teil der Muskelfasern zu jenen des *M. naso-labialis superf.*, ohne sie jedoch zu durchbrechen. Hier haben wir also ein Feld, in dem man nicht unmittelbar entscheiden kann, welche Fasern dem einen, und welche dem anderen Muskel angehören. Die Anordnung der Muskelfasern wird bis zu einem gewissen Grad von durchlaufenden Gefäßstämmen und von Fasern des *M. maxillo-labialis* gestört. Im Grenzgebiet zwischen *M. maxillo-labialis* und *M. bucinatorius* entsteht ventral eine Schichtenteilung, und in diesem Feld findet sich eine Bindegewebes-schicht vor, die stark von Fett durchsetzt ist. Über ihre Lateralseite schreitet eine Muskelfaserschicht gegen

des *M. buccinatorius* hinab. Im Feld hinter den Nasenlöchern wird die Schichtenteilung einigermaßen durch Sehnen vom *M. maxillo-labialis* gestört, und da namentlich durch die seiner ventralen Sehnen, die sich zwischen die Muskelfasern eindringen. Die dorsalen Sehnen des *M. maxillo-labialis* gehen dorsal am Nasenrücken zum Nasenloch hinauf, und sie sind hauptsächlich zwischen den Fasern des *M. naso-labialis superf.* und jenen des *M. naso-lab. lat. prof.* gelegen. Ganz vorne besteht ebenfalls eine schwache muskuläre Verbindung zwischen den Fasern der hier besprochenen Muskels und den dorsalen Fasern des *M. orb. oris*. Dies ist namentlich in der Tiefe der Fall.

Es ist ziemlich schwierig, die Ableitungsverhältnisse dieses Muskels klarzulegen. Die naheliegendste und hier zur Geltung kommende Auffassung geht dahin, daß sich die ursprüngliche Muskelmasse im *M. naso-labialis profundus* (dors. prof. und lat. prof.) in zwei Schichten gespalten hat, nämlich eine dorsale und eine laterale Schicht. Gegen diese Auffassung sprechen allerdings die stark getrennten Ursprungsfelder.

Eine andere Möglichkeit ist die, den *M. naso-lab. lat. prof.* als homolog oder teilweise homolog mit dem beim Kaninchen als *M. naso-lab. superf.* bezeichneten Muskel zu betrachten, der bei diesem ein Ableitungsprodukt des *M. naso-lab. prof.* ist (Meinertz 1935, 1941). Die Oberflächentopographie ist dieselbe, nur entspringt dort der Muskel hoch hinauf auf dem *Os intermaxillare*. Außerdem hat der *M. naso-lab. pat. prof.* gewisse Züge gemeinsam mit dem bei gewissen Nagern vorkommenden *M. bucco-naso-labialis*.

M. buccinatorius (Abb. 20—22, 24 und 25)

Der *M. buccinatorius*-Komplex, der beim Moschusochsen (Meinertz 1954) wesentlich aus einer oberflächlichen, zwischen Ober- und Unterkiefer ausgespannten Muskelschicht und einer sehr zarten, unvollständigen tiefen Schicht besteht, beide ohne eine besonders ausgeprägte Differenzierung in selbständige Muskelindividuen, dieser Komplex ist beim Elchtier sehr kräftig, besteht aus drei Schichten und die Differenzierung ist viel ausgeprägter. Doch ist zu bemerken, daß die Differenzierung in getrennte Muskelindividuen beim Elch weit übertroffen wird von der dementsprechenden Differenzierung bei vielen der Rodentia (Meinertz, 1932

bis 1951). Beim Elch können die Differenzierungsprodukte in folgende Portionen geteilt werden:

Die superficielle Schicht:

- Pars orbicularis oris
- Pars mandibulo-maxillaris superficialis
- M. bucco-labialis inferior
- Pars orbicularis

Die Mediusschicht:

- Pars maxillo-mandibularis medius
- Pars maxillo-labialis medius

Die profunde Schicht:

- Pars maxillo-mandibularis profundus.

Pars orbicularis oris (Abb. 22 und 24)

Die Pars orbicularis oris ist von gewöhnlicher Type, obgleich sie hier spezielle topographische Züge aufweist. Sie liegt, wie bei mehreren der von mir untersuchten Tierformen, stark konzentriert, caudal zum Mundwinkel. Von diesem Punkt ausgehend verlaufen die Fasern teils in die Unterlippe, teils in die Oberlippe hinein. Bei vielen Tierformen geht dieser Verlauf in der Oberlippe mit gleichmäßig divergierenden Fasern vor sich, hier beim Elchtier verlaufen die oberflächlichen Fasern aber vorwiegend entlang der langen Oberlippe, und, was die innern Fasern betrifft, etwas schräg in den tieferen. Diese ganze „Oberlippenportion“ wird durch den ventralen Teil des M. maxillo-labialis gegen die Oberlippe gedrückt. Nur verhältnismäßig wenige der Fasern in der Pars nasalis des M. naso-lab. dors. prof. reichen ganz bis in das Faserfeld der P. orbicularis oris hinein (vielleicht wegen der langen Oberlippe); deshalb haben diese beiden Muskelportionen beim Elch nicht in so ausgeprägtem Maß den Charakter eines Sphincter oris, wie z. B. bei so vielen Nagern.

Im Feld zunächst dem Mundwinkel ergeben sich etwas schwierig zu erkennende, topographische Verhältnisse. Hier bis ungefähr 5 cm zum Mundwinkel inserieren zuerst einmal ein Teil des Platysma myoides, sowie des M. zygomatico-labialis (Abb. 20, 22 und 24). Sie befestigen sich über einem größeren Feld und ihre Fasern dringen allmählich in die vorderen Fasern des M. buccinatorius und der Pars orbicularis oris ein. Das Oberflächenbild zeigt ferner die halbkreisförmigen Fasern der Pars orbicularis oris, wie einen Teil der vorderen Fasern des eigentlichen M.

bucinatorius, letztere teils als Oberflächenfasern, teils unter den longitudinal verlaufenden Fasern in den beiden andern Muskeln hindurchscheinend.

Die Pars orbicularis oris ist hier aus praktischen Gründen unter der superficiellen Muskelschicht angeführt. Dies ist allerdings nicht ganz richtig, denn diese Muskelportion ist so kräftig, daß sie allen drei Schichten im übrigen Teil des Muskelkomplexes entspricht. Ferner ist zu erwähnen, daß die P. orbicularis oris in muskulärer Verbindung mit sowohl der superficiellen wie der tiefen Schicht steht. Diese topographischen Verhältnisse machen es plausibel, die Pars orbicularis oris als einen nicht-differenzierten Teil des ursprünglichen Sphincter colli prof. p. oris anzufassen.

Pars mandibulo-maxillaris superficialis (Abb. 20—22, 24 und 25)

Die Pars mandibulo-maxillaris superficialis, eine oberflächliche Portion des M. bucinatorius, ist von ganz einfachem Bau. Ihre Muskelfasern sind zwischen dem Ober- und Unterkiefer ausgespannt (Abb. 20, 21). Sie ist scheinbar ganz einfach die Hälfte eines Ringmuskels. Doch ergeben sich einzelne beachtenswerte Unregelmäßigkeiten. Dorsal im Mittelfeld finden sich einige verstreute Faserbündel vor, die deutlich ventro-caudalwärts, die übrigen Muskelfasern überlagernd, ziehen (Abb. 21); vorne, gerade hinter dem Feld, wo der M. zygomatico-lab. in den M. bucinatorius eindringt, finden wir ebenfalls ein Bündel, hier von ganz kurzen Muskelfasern, das so ziemlich dieselbe Richtung hat. Auch diese Muskelfasern liegen oberflächlich, mit den halbkreisförmigen unterhalb.

Die vorderen Fasern vom Unterkiefer sind von ihrer dorsalen Fortsetzung abgerissen, und haben einen latero-caudalen Verlauf. Sie reichen nicht besonders hoch auf der Wange hinauf, und sie kreuzen sich mit den im Feld vorhandenen dorso-ventralen Fasern (Abb. 24). Diese Fasern stellen eine *Pars mandibularis anterior* dar. Beim Moschusochsen sind diese Fasern nicht abgebrochen, sondern verlaufen in einem gleichmäßigen Bogen latero-dorso-caudalwärts.

Die Fasern der P. mand.-max. superf. entspringen mit einem langen schmalen Feld teils direkt, teils mit einer kurzen Sehnenplatte, hinten auf der lateralen Fläche des Unterkiefers, vorne auf einem Teil seiner scharfen, dorsalen Kante (Abb. 22 und 25). Sie inserieren am Oberkiefer, teils entlang der Backenzahnreihe, teils

zusammen mit den inneren Portionen auf dem zahnlosen Teil des Kiefers. Der Faserverlauf ist transversal, hinten schwach caudal.

Diese Portion entspricht den drei oberflächlichen Portionen beim Moschusochsen, bei welchem die meisten der Fasern in der lateralen Mittellinie abgebrochen sind, so daß eine ventrale und eine dorsale Portion zustande kommt. Eine verschiedene Faserrichtung im vorderen und hinteren Teil der dorsalen Portion bringt auch hier eine Teilung in zwei Portionen mit sich.

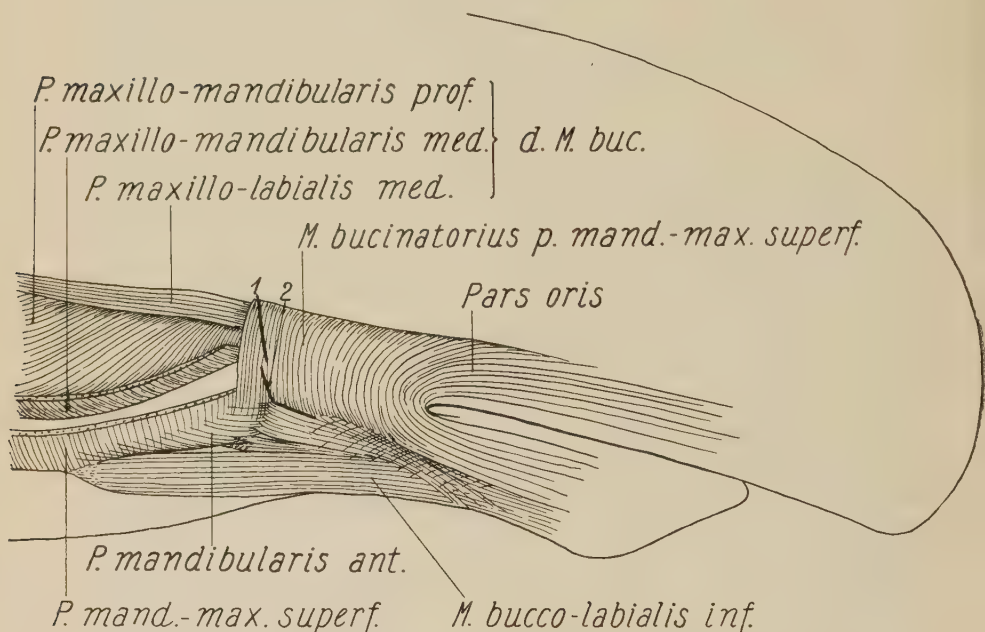


Abb. 24. *Cervus alces*, Detailabbildung der rechten Seite in der Schnauzenregion, zeigt das Verhältnis zwischen *M. bucco-labialis inf.* und den übrigen Muskelpartionen. Zwischen *M. bucco-labialis inf.* und *Pars oris* werden Fasern von der *Pars orbicularis* sichtbar. 1 = Insertion des *M. zygomatico-labialis*; 2 = Insertion von *Platysma*fasern

M. bucco-labialis inferior (Abb. 20—22 und 24)

Diese Muskelportion erinnert sehr an den *M. mandibulo-labialis* bei gewissen Nagern, hat aber nicht so große Selbständigkeit erreicht. Der gleiche Muskel ist beim Moschusochsen etwas größer, indem er ganz von den hintersten Backenzähnen bis hinaus in die Unterlippe reicht. Daß er bei diesen beiden Tierformen als selbständiger Muskel und nicht als eine Portion des *M. bucinatorius* angeführt wird, ist seiner relativen Selbständigkeit zuzuschreiben.

Der *M. bucco-labialis inferior* erstreckt sich vom mittleren Teil der Außenseite des Unterkiefers, sowie teilweise von dem hier liegenden, ventralen Teil der *P. mandibulo-maxillaris superf.* hinaus in die Unterlippe. Die Fasern haben einen longitudinalen und schwach konvergierenden Verlauf (Abb. 20—22).

Übrigens ist es praktischer, den Muskel in seinem Verlauf von der Unterlippe und nach hinten zu beschreiben (Abb. 24). Die Muskelfasern entspringen also in der Unterlippe ventral und etwas an der Seite hinauf. Sie gehen gleichmäßig divergierend in caudaler Richtung. Die ventralen derselben, etwa ein ventrales Drittel, verläuft nahezu parallel auf die Mitte des Unterkiefers zu und inseriert hier auf der lateralen Seite desselben (Abb. 25), gemeinsam mit dem Ursprung der *P. mand.-max. superf.* Ganz wenige Faserbündel im mittleren Feld gehen auf die Oberfläche der *P. mand. max superf.* ein und befestigen sich mit einer ganz kurzen Sehnenplatte. Das dorsale und ziemlich kräftige Faserfeld dringt mit recht stark divergierenden und etwas unregelmäßig verlaufenden Fasern in den *M. bucinatorius* ein, ventral zum Insertionsfeld des *Platysma*.

Pars orbicularis (Abb. 22 und 24)

Die *Pars orbicularis* besteht bei vielen Nagern aus einer ringförmigen Muskelplatte, um den allervordersten Teil der beiden Unterkieferäste. Ein solcher ringförmiger Muskel findet sich beim Elch nicht vor, sondern es geht von der dorsalen Kante des Unterkiefers dorsal zum *M. bucco-lab. inf.* eine Schicht mehr oder minder zerstreuter Muskelfasern aus, die in lateraler Richtung zwischen die *Pars oris* und den *M. bucc.-lab. inf.* eindringen, und in ventro-caudaler Richtung ein Stück über letzteren Muskel hinab laufen (Abb. 22 und 24).

Pars maxillo-mandibularis medius (Abb. 22 und 24)

Wenn man einen Schnitt der Länge nach durch die *Pars mandibulo-maxillaris superf.* legt und die Muskelplatte zur Seite biegt, teils dorsal, teils ventral, so bemerkt man, daß innerhalb dieser Portion eine Mediusschicht liegt. Die Fasern dieser Mediusschicht gehen alle vom Oberkiefer, ungefähr gerade über den drei letzten Backenzähnen aus (Abb. 25). Die hintersten Fasern laufen schräg nach vorne zum Unterkiefer hinab, bedeutend schräger als in der superfiziellen Schicht, je weiter vorne aber die Fasern entspringen,

desto mehr longitudinal wird ihr Verlauf (Abb. 22, 24). Die ganze Muskelplatte befestigt sich am Unterkiefer, zunächst der Backenzahnreihe.

Zwischen der superficiellen und der Mediusschicht liegt längs des Unterkiefers eine sehr kräftige Drüsenmasse. Diese Drüsenmasse bewirkt, daß der Ursprung der superfiziellen Muskelschicht ein Stück auf die laterale Seite des Unterkiefers hinabgeschoben wird, während die Mediusschicht und die profunde Schicht zunächst der Zahnreihe entspringen, was übrigens das normale ist (Abb. 22).

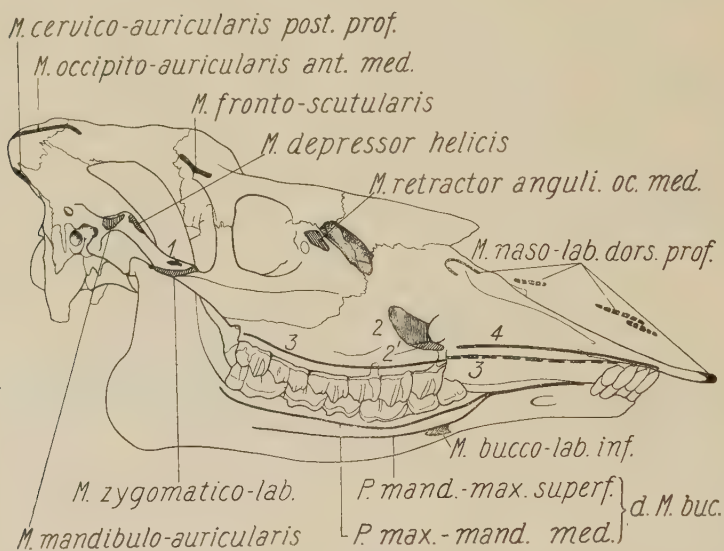


Abb. 25. *Cervus alces*, der Schädel des untersuchten Tieres mit eingezeichneten Ursprüngen und Insertionen der behandelten Muskeln. 1 = Insertion der tiefen Fasern des *M. subscutulo-auricularis intermedius cranialis*; 2 und 2' = Ursprung der dorsalen, bzw. ventralen Portion des *M. maxillo-labialis*; 3 = Insertion (Ursprung) der sämtlichen Schichten im *M. buccinatorius*; 4 = Ursprung des *M. naso-labialis lateralis prof.*

Pars maxillo-labialis medius (Abb. 22 und 24)

Die *Pars maxillo-labialis medius* ist ein schmales Muskelband, das aus longitudinal verlaufenden Fasern besteht. Zwischen dieser Portion und der vorhergehenden liegt eine Spalte, durch welche die tiefe Faserschicht durchscheint. Die *P. max.-lab. med.* entspringt auf dem Oberkiefer in oraler Fortsetzung der *P. max.-lab. med.* und die Fasern dringen zwischen die tieferen dorsalen Fasern der *Pars orbicularis oris* ein (Abb. 22 und 24).

Pars maxillo-mandibularis profundus (Abb. 22 und 24)

Die profunde Muskelschicht geht vom Oberkiefer aus, gemeinsam mit den übrigen Schichten. Die Muskelfasern haben zuerst eine laterale Richtung, schwingen dann in einem Bogen ventro-caudal, um schließlich hinten beinahe longitudinal zu werden (Abb. 22 und 24). Sie befestigen sich am Unterkiefer, gemeinsam mit den Fasern der Mediusschicht (Abb. 25).

Nervus facialis

Da der Schädel bei dem untersuchten Elchkopf erhalten bleiben sollte, konnte die Salpetersäuremethode (Meinert 1932, 1935, 1941) nur partiell als bescheidenes Hilfsmittel in Anwendung kommen. Darum, und weil nur ein einziges Exemplar zur Verfügung stand, sind die Ergebnisse der Nervenuntersuchung nicht vollständig. Im übrigen zeigt der N. facialis und seine Verzweigungen ein ganz typisches Bild. Er tritt durch das Foramen stylo-mastoideum aus dem Schädel, doch ist der *Ramus auricularis posterior* schon vor seinem Austritt aufgespalten. Dann verläuft der N. facialis als *Ramus auricularis anterior* oralwärts über die Wange, wobei er mehrere kräftige Äste abgibt. Im folgenden wird eine Übersicht von den Nervenstämmen der oberflächlichen Facialismuskulatur gegeben:

1. An die dorsale, postauriculäre Muskulatur:

Ramus auricularis posterior:

R. auricularis posterior. R. I

R. auricularis posterior. R. II (R?)

2. An die übrige, oberflächliche Muskulatur:

I. *Ramus temporalis*,

II. *Ramus zygomatico-orbitalis*,

III. *Ramus bucco-labialis superior*,

IV. *Ramus bucco-labialis inferior*,

V. *Ramus marginalis mandibulae*,

VI. *Ramus colli*,

VII. *Ramus platysmaticus superficialis*.

A. Die Nervenversorgung der dorsalen, postauriculären Muskulatur

Ramus auricularis posterior (Abb. 26)

Der *Ramus auricularis posterior* wird ein kleines Stück innerhalb des *Canalis facialis* abgespalten und teilt sich am Foramen stylo-mastoideum in mindestens zwei Stämme. Der proximale Teil des vorderen Stammes (oder die vorderen Stämme) gingen bei der

Präparation verloren, so daß die Gruppierung der dazugehörigen retro-auriculären Muskulatur auf Grund der Muskeltopographie vorgenommen wurde. Hingegen konnte der hintere Stamm des



Abb. 26. *Cervus alces*, linke Seite eines Astes (R. I) des Ramus auricularis post. von der Innenseite gesehen. a = Platysma cervicale; b = M. cervico-aur. post. prof.; c = M. cervico-aur. ant. prof. Nervenäste zum: 1) Platysma cervicale; 2) zum M. cervico-aur. post. prof.; 3) zum M. cervico-aur. ant. prof. III + IV = R. bucco-labialis superior et inferior; V = R. marginalis mandibulae

R. auricularis post. (R. I) in die dazugehörigen Muskeln verfolgt werden.

Der R. I spaltet sich nach einem kurzen Verlauf in mehrere Äste, dessen caudaler das ganze Platysma cervicale unter lebhafter Verzweigung versorgt (1 in Abb. 26). Dieser caudale Ast anastomi-

siert mit dem Hauptast und sendet noch außerdem einen Ast auf die Unterseite des proximalen, caudalen Teiles des *M. cervico-auricularis post. prof.* ein (2 in Abb. 26). Der Hauptast selbst dringt in den Muskel an seiner cranialen Kante ein. Er verzweigt sich hier sehr stark, anastomisiert mit dem eben erwähnten caudalen Ast und versorgt die proximalen zwei Drittel des Muskels. Ein Paar kleinerer, proximaler Zweige vom R. I schwingt auf die Oberseite des Muskels und versorgt von hier aus den distalen Teil desselben (2 in Abb. 26). Vom Hauptast dringt ein recht kräftiger Ast in den *M. cervico-auricularis ant. prof.* (3 in Abb. 26), doch gelang es nicht, seine Verzweigungen im Muskel zu verfolgen.

Die Muskeltopographie zeigt, daß die cervico-auriculäre Muskulatur beim Elch aus drei Schichten besteht mit Neigung zu weiterer Schichtenteilung, namentlich was die oberflächliche Schicht betrifft. Diese drei Schichten entsprechen jenen Schichten, wie wir sie bei vielen *Carnivora* und *Rodentia* vorfinden (Huber, Meinerz). Beim Moschusochsen ist das *Platysma cervicale* verlorengegangen, während seine Derivate erhalten blieben, beim Elchtier ist sowohl das *Platysma cervicale* wie seine Derivate vorhanden. Hier ergeben sowohl Muskeltopographie wie Nervenversorgung des *Platysma myoides* und der Cervico-auriculären Muskulatur eine sehr innige Verbindung der profunden Schicht mit dem *Platysma cervicale*. Es liegen nämlich die Muskeln auf gleicher Ebene und sie werden vom hinteren Stamm (R. I) des *R. auricularis posterior* versorgt. Beim Elch macht das *Platysma cervicale* im Vergleich zum *Platysma myoides* allerdings nicht so ausgeprägt den Eindruck eines profunden Muskels, weil dieses so stark in ventro-caudaler Richtung verschoben ist, daß keine Deckung stattfinden kann; die hier angeführte Auffassung vom *Platysma cervicale* als einem profunden Muskel wird aber noch weiter durch Vergleiche mit den *Carnivora* und *Rodentia* bekräftigt. Die am eigentlichen Ohrknorpel liegenden Muskelstriche, die *Mm. transversi et obliqui* müssen wahrscheinlich wie beim Moschusochsen von der Mediusschicht in den cervico-auriculären Muskeln abgeleitet werden. Der *M. helcis* und *M. mandibulo-auricularis* stehen nicht miteinander in Verbindung, ihre Stellung und Faserichtung deuten jedoch auf eine frühere muskuläre Verbindung hin.

B. Die Nervenversorgung der übrigen, oberflächlichen Muskulatur

(Abb. 27—29)

Der Ramus auricularis anterior verläuft vom knöchigen Ohren- gang über die Wange hinweg zur Schnauze. Er liegt in seinem proximalen Verlauf tief und durchbohrt die Parotis. Auf dieser Strecke gibt er ab: in dorsaler Richtung den *Ramus temporalis* (I) und den *R. zygomatico-orbitalis* (II), in ventraler Richtung den *R. marginalis mandibulae* (V), *R. colli* (VI) und den *R. platysmaticus superficialis* (VIII). Als vorderster Ast wird der *R. bucco-labialis inferior* (IV) abgegeben, und der Hauptstamm führt dann die Be- zeichnung: *R. bucco-labialis superior* (III). Am vorderen Rand des M. masseter bilden III, IV und V einen komplizierten Plexus, gleich I und II, die einen Plexus zwischen Auge und Ohr bilden (Abb. 27—29).

Ramus temporalis + *Ramus zygomatico-orbitalis* (Abb. 27)

Diese beiden Stämme sind in ihrem proximalen Verlauf ver- schmolzen und spalten sich erst in mehrere Stämme auf, wenn sie an die ventrale Kante am M. auricularis anterior inferior kommen. Weiter dorsal geht eine lebhaftere Verzweigung vor sich, und zwi- schen Auge und Ohr bildet sich ein kompliziertes Geflecht, der *Plexus orbito-temporalis*. Von diesem Plexus gehen Nervenäste in dorso-caudaler Richtung an die präauriculäre Muskulatur. Diese Nervenäste entsprechen dem R. temporalis (I in Abb. 27). Vom kranialen Teil des Plexus gehen Nervenäste an die Muskulatur um das Auge und zunächst demselben und diese entsprechen dem R. zygomatico-orbitalis (II in Abb. 27).

Ramus temporalis (Abb. 27)

In caudaler Richtung gibt der R. temporalis (I) einen kleineren Nervenast (1 in Abb. 27) ab, der den M. auricularis ant. inf. unter recht lebhafter Verzweigung versorgt. Ferner wird ein kräftiger Stamm abgegeben, der sich, nachdem er den ventralen Rand dieses Muskels unterlaufen hat, in zwei Stämme teilt. Der hintere von ihnen versorgt den M. auricularis anterior superior (3 in Abb. 27), den M. auriculo-scutulo post. (2), den M. depressor heliciis (4) und den M. trago-helicinus (0). Durch den vorderen Ast, der auf seiner proximalen Strecke dem R. zygomatico-orbitalis zugehörnde Fasern enthält, wird der M. fronto-scutularis versorgt (5). Der R. temporalis gibt außerdem mehrere Äste ab, die unter die Cartilago scutularis

einlaufen, und einen einzelnen Ast, der über den Knorpel geht; keiner von ihnen konnte mit Sicherheit nach den zugehörnden Muskeln verfolgt werden.

Ramus zygomatico-orbitalis (Abb. 27)

Die Grundlage für den R. zygomatico-orbitalis bildet ein kranialer, zarter Stamm, ein kräftiger mittlerer Stamm und der oben erwähnte gemeinsame Stamm. Die Nervenzweige an die Muskeln

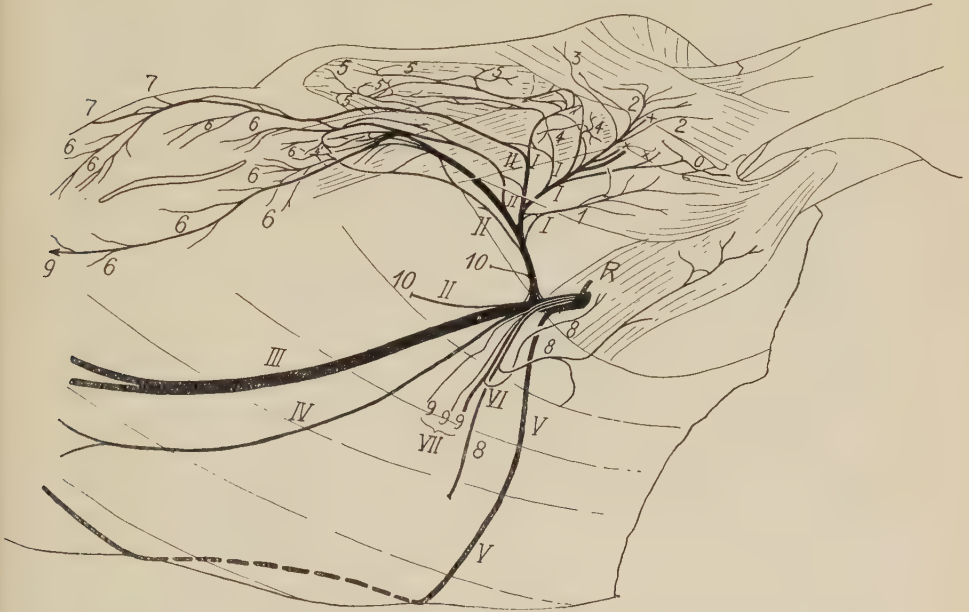


Abb. 27. *Cervus alces*, linke Seite, die Nervenversorgung der präauriculären Muskulatur, der Orbicularis-oculi-Platte und der Pars oris zeigend. I = R. temporalis; II = R. zygomatico-orbitalis; III = R. bucco-lab. sup.; IV = R. bucco-lab. inf.; V = R. marginalis mandibulae; VI = R. colli; VII = R. platysmaticus superficialis; Nervenäste zum 1) M. auricularis ant. inf.; 2) M. auriculo-scutularis post. prof.; 3) M. auricularis ant. sup.; 4) M. depressor helici; 4') M. retractor anguli oculi lat.; 5) M. fronto-scutularis; 6) M. orbicularis oculi; 7) M. frontalis (orbitalis); 8) Pars auris; 9) M. retractor ang. oc. med. prof.; 10) M. trago-helicinus; (X) unter die Cartilago scutularis ein; +) vermutlich zum M. interscutularis

gehen vom kranialen Teil des Plexus orbito-temporalis aus. Von hier geht die Versorgung des M. retractor anguli oculi lat. (4¹ in Abb. 27) vor sich, und zwar dorsal der hier liegende Teil des M. orbicularis oculi (6), und der M. frontalis orbitalis (7), ventral der M. orbicularis oculi, sowie ein Teil des M. retractor anguli oculi med. prof. (6¹ in Abb. 28). Dagegen gelang es nicht, die Nerven-

versorgung an den ventralen Teil des letzteren Muskels klarzulegen, doch wird er zweifelsohne vom selben Nervenast versorgt.

Bei Untersuchung des Verlaufes der Nervenbahnen wurde besonderer Wert darauf gelegt, festzustellen, ob sich der dorsale oder der ventrale zum M. orbicularis oculi (und M. retractor anguli oc. med. prof.) gehende Ast zum M. nasolabialis superficialis fortsetzt. Keiner dieser beiden Nervenäste lief weiter nach vorne als bereits angegeben.

Vom gemeinschaftlichen präauriculären Nervenast (I + II, Abb. 27) ging ein zarter Ast ab und von der Basis des Stammes ein etwas kräftigerer Ast. Beide Äste zerrissen bei dem Versuch sie zu verfolgen. Erst ein kleines Stück weiter vorne fand sich ein zerrissener Ast, der nach Erfahrungen von früheren Untersuchungen (*Cavia cobaya*, 1932, Kaninchen *Dicrostonyx* 1941, *Myocastor*, *Epimys norvegicus*, *Alactagulus*, *Marmota*, *Arvicola*, *Sciurus* u. a.) eine Fortsetzung dieser beiden Äste sein muß. Dieser Ast konnte bis zum muskulären Teil des M. zygomatico-labialis verfolgt werden, in dem er sich in mehrere Äste auflöste (10 in Abb. 27 und 28).

Der Verlauf des Ramus auricularis anterior über den Masseter
(Abb. 27 und 28)

Der R. auricularis ant. ist beim Elch in drei Stämme aufgespalten: den *R. bucco-labialis sup.*, *R. bucco-labialis inf.* und *R. marginalis mandibulus*. Die beiden ersteren verlaufen über die Wange an die Vorderkante des M. masseter. Der R. marginalis mandibulae verläuft ventralwärts am Hinterrand des Unterkiefers, schwingt dann in oraler Richtung auf die Innenseite des Unterkiefers und kommt am Vorderrand des M. masseter wieder zum Vorschein, um auf der Außenseite des Muskels in dorsaler Richtung weiterzulaufen (Abb. 27 und 28). Diese drei Nervenäste werden zunächst dem cranialen Rand des Masseter in zahlreiche Äste aufgespalten. Hier bilden diese Äste einen umfangreichen Plexus, den *Plexus buccalis*.

Plexus buccalis (Abb. 28 und 29)

Vom Plexus buccalis werden sämtliche Schnauzenmuskeln, mit Ausnahme des M. zygomatico-labialis versorgt. Vielleicht muß auch der M. naso-labialis davon ausgenommen werden. Der folgende Text verweist auf die eingeklammerten Ziffern auf Abb. 29.

Indem sich der R. marginalis mandibulae auf die Außenseite des M. masseter schwingt, spaltet er sich in zwei Stämme; der eine von ihnen setzt seinen Verlauf in dorsaler Richtung fort, der andere (16) schwingt in dorsaler Richtung und verläuft entlang dem Unterkiefer und löst sich in der Unterlippe auf. Hier versorgt er zuerst den M. bucco-labialis inferior und einen Teil der in der

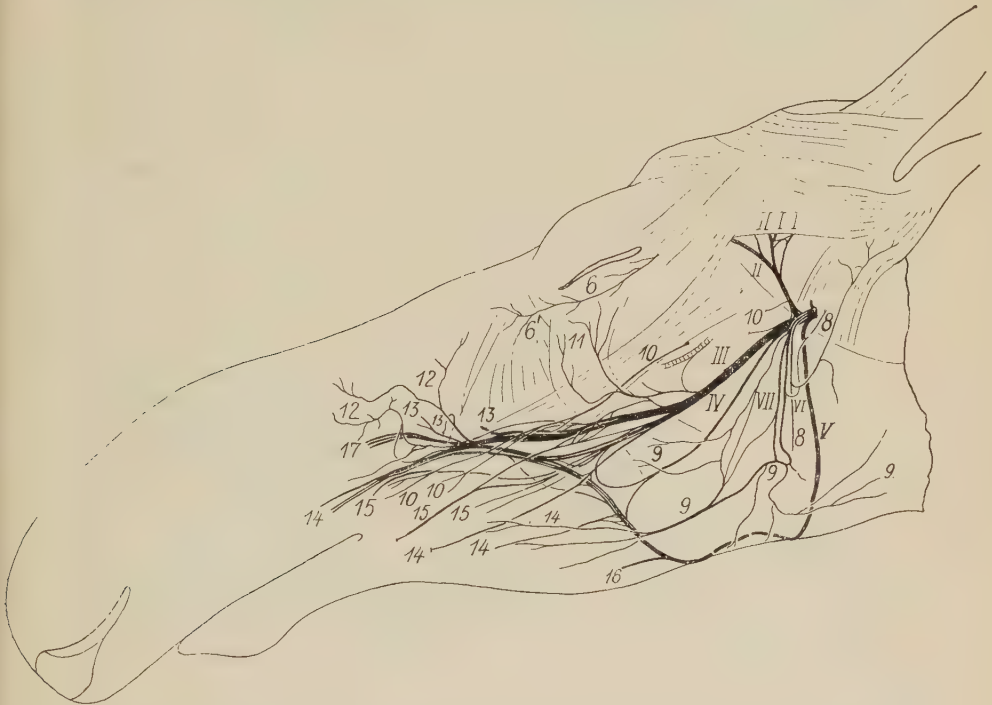


Abb. 28. *Cervus alces*, linke Seite, zeigt die Hauptstämme im N. facialis, die Innervation einiger Muskeln, sowie den Plexus buccalis. I = R. temporalis; II = R. zygomatico-orbitalis; III = R. bucco-lab. sup.; IV = R. bucco-lab. inf.; V = R. marginalis mandibulae; VI = R. colli; VII = R. platysmaticus superficialis. Nervenast zum: 6) M. orbicularis oculi; 6') M. retractor ang. oc. med. prof.; 8) Pars auris; 9) Platysma myoides; 10) M. zygomatico-labiales; 11) Pars palpebralis; 12) M. nasolabialis superf. infraorbitalis; 13) M. maxillo-labialis; 14) P. orbicularis oris; 15) M. bucinatorius; 16) M. bucco-labialis inf.; 17) M. nasolabialis prof.

Unterlippe liegenden Muskelfasern. Gemeinsam mit einem, mehr dorsal vom Plexus buccalis ausgehenden Ast (14) versorgt er auch die Pars orbicularis oris hinter und ventral zum Mundwinkel. Diese Nervenfasern (16 und das ventrale 14) kommen vom R. marginalis mandibulae.

Vom mittleren Teil des Plexus buccalis gehen mehrere Äste ab (15), die sich im M. bucinatorius oder in der Pars orbicularis

oris auflösen (14). Diese Äste stammen teils vom R. bucco-labialis inf., teils vom R. bucco-labialis superior.

Bei weitem die größte Anzahl von Nervenästen geht vom dorsalen Teil des Plexus buccalis aus und dies stimmt damit überein, daß die dorsal zum Mundwinkel liegende Muskulatur weitaus die kräftigste ist. Die ventralen, oralwärts laufenden Nervenäste gehen zum dorsalen Teil des M. bucinatorius (15) und zum dorsalen Teil der Pars orbicularis oris (14).

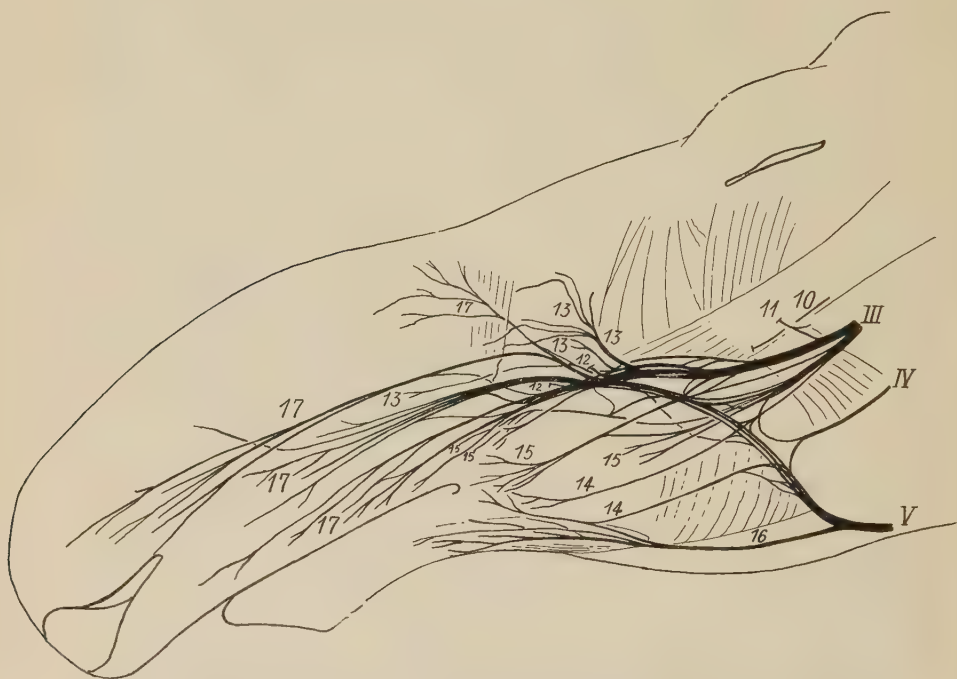


Abb. 29. *Cervus alces*, linke Seite, die Innervation der Schnauzenmuskeln, sowie den Plexus buccalis zeigend. Nervenäste zum: 13) M. maxillo-labialis; 14) P. orbicularis oris; 15) M. bucinatorius; 16) M. bucco-labialis inf.; 17) M. naso-labialis prof.; III—IV wie in Abb. 28

Die zunächst folgenden dorso-nasal verlaufenden, sehr kräftigen Äste (17) versorgen den ganzen Komplex von Muskelpartionen, der unter M. naso-labialis dorsalis et lateralis profundus behandelt wurde. Sämtliche Äste zum M. maxillo-labialis gehen ebenfalls vom dorsalen Teil des Plexus aus. Diese Nerven (13) verlaufen teils dorsal-, teils nasalwärts.

Ungefähr an der gleichen Stelle im Plexus wie die zum M. maxillo-labialis gehen die Nervenfasern an den M. naso-labialis superficialis aus. Sie haben eine vorwiegend dorso-nasale Richtung und

lösen sich unter starker Verzweigung im Muskel auf (12 in Abb. 28). Es macht den Eindruck, als ob die Verbindung der Nervenäste des M. naso-labialis superf. mit dem R. bucco-labialis eine weniger intime sei, als es bei den übrigen Ästen der Schnauzenmuskulatur der Fall ist, da diese sich in diesem Hauptstamm weit nach hinten verfolgen lassen. Die Innervationsverhältnisse entsprechen ungefähr den Verhältnissen wie sie sich für den M. levator labii superior bei *Cavia* (Meinert 1932) ergeben haben. Der dementsprechende, oberflächliche Muskel beim Elchtier ist der M. naso-labialis superficialis, der also nach den vorliegenden Ergebnissen betreffs der Nervenversorgung ein M. naso-lab. superf. infraorbitalis sein muß. Beim Kaninchen und Hasen entspricht der M. levator labii einem M. naso-labialis supraorbitalis (Meinert 1935—36). Bei *Hystrix Dasyprocta* und vermutlich bei allen hystri-comorphen Gruppen sind diese zwei Muskeln von infraorbitaler Abstammung (Meinert 1944). Bei *Alactagulus* und zahlreichen andern Nagern sind sie von supraorbitaler Herkunft; bei einigen von ihnen kommt sowohl ein profunder wie ein superficieller Muskel, bei anderen nur der eine von beiden vor.

Ramus colli (Abb. 28)

Der Ramus colli (VI) entspringt unmittelbar nachdem der N. facialis aus dem Foramen stylomastoideum ausgetreten ist. Er verläuft auf der Innenseite der Pars auris und versorgt diesen Muskel (8 in Abb. 28). Gleichzeitig sorgt ein zarter Seitenast des R. platysmaticus superficialis mit für die Versorgung der Pars auris.

Ramus platysmaticus superficialis (Abb. 28)

Der R. platysmaticus superf. (VII) entspringt gemeinsam mit dem R. colli. Er besteht aus drei Ästen, die auf der Seite der Wange einen derben Plexus bilden (9 in Abb. 28). Von hier aus gehen Nervenäste in sowohl oraler, wie ventraler und kaudaler Richtung aus. Der große Umfang der eigentlichen Muskelplatte gibt eine entsprechend große Ausbreitung der Nervenverzweigungen.

Zusammenfassung

Das Gesamtergebnis der vorliegenden Untersuchung über das Facialisgebiet beim Elch kann in folgendem zusammengefaßt werden: Es wurde die oberflächliche Muskeltopographie des Facialisgebietes, sowie die Innervationen für die meisten der behandelten

Muskeln klargelegt. Diese Untersuchung bekräftigt im großen ganzen die grundlegenden Ergebnisse, zu welchem Huber in Untersuchungen über das Facialisgebiet bei *Carnivora* gekommen ist, und wie sie auch meine eigenen Erfahrungen sowohl früherer Untersuchungen über *Rodentia*, wie die über den Moschusochsen bestätigen. Letztere und der Elch haben übrigens gemeinsame Züge.

Sowohl das *Platysma cervicale* wie das superficielle *Platysma myoides* finden sich vor. Ihr Derivat, die cervico-auriculäre Muskulatur ist in drei Schichten geteilt, davon die superfizielle Schicht mit ausgeprägter Neigung zu weiterer Schichtteilung, möglicherweise infolge von geänderten Platzverhältnissen. Der *M. helcis* und *M. mandibulo-auricularis* sind ohne muskuläre Verbindung miteinander, zeigen aber in ihrer Topographie eine nahe Verwandtschaft zueinander.

Beim Elch findet sich ein ungewöhnlich kräftiger *Cartilago-scutularis* vor, was zur Folge hat, daß die meisten der übrigens ziemlich kräftigen präauriculären Muskeln an diesen Knorpel gebunden sind. Unter den subscutulären Muskeln muß der *M. subscutulo-auricularis intermedius* als ein primäres und profundes Ableitungsprodukt der ursprünglichen, hier verschwundenen Intermediärplatte aufgefaßt werden.

M. depressor helcis und *M. zygomatico-labialis* stehen nicht in Verbindung miteinander, doch kann kein Zweifel darüber herrschen, daß diese zwei Muskel ursprünglich aus einer vom Ohr zum Mundwinkel verlaufenden Muskelplatte bestanden haben, also einem *M. auriculo-labialis* wie er beim Hund zu finden ist (Hubert 1918). Hier ist der Druck vom Jochbogen die primäre Ursache für die Querteilung des Muskelbandes gewesen. Möglicherweise ist der *M. retractor anguli lat.* beim Elchtier auch ein Teil des ursprünglichen Muskelbandes gewesen.

Der *M. bucinatorius* des Elchtieres ist von bedeutend komplizierterem Bau als der des Moschusochsen. Er ist in drei, leicht trennbare Muskelschichten geteilt, doch stehen diese, mit Ausnahme der Mediusschicht, in nahem Kontakt mit der *Pars orbicularis oris*. Ein ventrales Ableitungsprodukt des *M. bucinatorius*, der *M. bucco-labialis inferior*, hat vollkommene Selbständigkeit erlangt, was beim Moschusochsen nicht der Fall war. Die Ver-

hältnisse hinsichtlich dieses Derivates zeigen bei diesen zwei Formen, auf welche Weise die Entwicklung eines selbständigen *M. bucco-lab. inf.* vor sich gegangen sein muß. Der *M. bucco-lab. inf.* ist homolog mit dem *M. mandibulo-labialis* bei den Nagern. Der *M. naso-labialis superficialis* wird vom *R. bucco-labialis inf.* innerviert, und wird damit ein *M. naso-lab. superf. infraorbitalis*. Dem *M. retractor anguli oculi med. prof.* gegenüber ist er ein superficieller Muskel, was in Übereinstimmung ist mit den Verhältnissen, wie ich sie in meiner Arbeit über das oberflächliche Facialisgebiet der Nager 1941 aufgezeigt habe. Die vorliegende Abhandlung schließt mit einer Besprechung des *N. facialis*, aus welcher hervorgeht, daß auch der Elch diese typische Verzweigung des Nerven aufweist.

Literaturverzeichnis

Adams, Wheeler and Edgeworth, On the Innervation of the Platysma and the Mandibulo-auricularis. *J. Anatomy*, **63**, Part 2 (1929). — Akajewsky, A.: Zur Morphologie des *M. levator nasolabialis* und des *M. malaris* bei einigen Haustieren. *Anat. Anz.* **73** (1931). — Boas, J. E. V.: Zur vergleichenden Anatomie des Ohrknorpels der Säugetiere. *Anat. Anz.* **30** (1907). — Ders. und S. Paulli: Über den allgemeinen Plan der Gesichtsmuskulatur der Säugetiere. *Anat. Anz.* **33** (1908). — Ders.: Ohrknorpel und äußeres Ohr der Säugetiere. Kopenhagen (1912). — Ders.: The Elephant's Head. *Studies in the Comparative Anatomy of the Organs of the Head of the Indian Elephant and other Mammals*. 1. Part, 2. Part. (1908, 1925). — Burkitt, A. N. and G. S. Lightoller: The Facial Musculature of the Australian Aboriginal. (I, II.) *J. Anat.* **61** and **62** (1926—1927). — Chaine, J.: Sur le muscle mandibulo-auriculaire du Blaireau (*Meles taxus*). *Procès-verbaux des séances de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux* (1902). — Ders.: Sur la signification morphologique de certains muscles rudimentaires des mammifères (*M. mandibulo-auricularis*). *Comptes rendus des séances de la Réunion biologique de Bordeaux* (1903). — Cords, E.: Der *M. transversus mandibulae*. *Ant. Anz.* **51** (1919). — Edgeworth, F. H.: On the Development of the Cranial Muscles of *Tatusia* and *Manis*. *J. Anat.* **57**. — Ellenberger und Baum: Systematische und topografische Anatomie des Hundes. Berlin (1891). — Ders.: Handbuch der vergl. Anatomie der Haustiere. Berlin (1915). — Frick, H.: Über die oberflächliche Facialis-muskulatur von *Orycteropus aethiopicus*. *Morph. Jahrb.* **92** (1952) Heft 2. — Fürbringer, M.: Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. 2. Bd.: Die Muskulatur und ihr Verband mit dem Nervensystem (1888). — Greene, E. C.: *Anatomy of the Rat*. *Transactions of the American Philosophical So-*

ciety. Philadelphia. New Series **27** (1935). — Hänel, H.: Über die Gesichtsmuskulatur der katarrhinen Affen. *Morph. Jahrb.* **72** (1932). — Hill, John Eric: Morphology of the Pocket Gopher Mammalian Genus *Thomomys*. Univ. California Publ. Zool. **42** (1937). — Howell, A. Brazier: The Anatomy of the Wood Rat. Monogr. Amer. Soc. Mammal. **1** (1926). — Huber, E.: Über das Muskegebiet des N. facialis bei Katze und Hund, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Facialismuskulatur der Säuger. *Anat. Anz.* **51** (1918). — Ders.: Über die Morphologie des M. procerus nasi des Menschen. *Ibid.* **51** (1918). — Ders.: Überreste des Sphincter colli profundus beim Menschen. *Ibid.* **51** (1918). — Ders.: Über das Muskelgebiet des Nervus facialis beim Hund, nebst allgemeinen Betrachtungen über die Facialis-Muskulatur. *Morph. Jb.* **52** (1922/1923) 1. Teil und 2. Teil. — Ders.: Zur Morphologie des M. auriculo-mandibularis der Säugetiere. Das Experiment als Unterstützung der morphologischen Muskelforschung. *Anat. Anz.* **58** (1924). — Ders.: Über die Bedeutung der experimentellen Methode in der Facialisforschung, nebst Betrachtungen über die phylogenetische Entwicklung der Fascialismuskulatur in der Vertebratenreihe. *Ibid.* **58** (1924). — Ders.: Der M. mandibulo-auricularis, nebst Bemerkungen über die Ohrmuschel und das Scutulum der Säugetiere. Zur Wertschätzung der Innervationsverhältnisse bei vergleichend-morphologischen Muskeluntersuchungen. *Ibid.* **59** (1924/1925). — Ders.: Der Mandibulo-auricularis der Säugetiere, nebst weiteren Beiträgen zur Erforschung der Phylogenese der Gesichtsmuskulatur. (Zur Wertschätzung der Innervationsverhältnisse bei vergleichend-morphologischen Muskeluntersuchungen.) *Morph. Jb.* **55** (1925). — Ders.: Ein M. mandibulo-auricularis bei Primaten, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Phylogenese der menschlichen Ohrmuskulatur. *Anat. Anz.* **60** (1925/1926). — Ders.: Zur Morphologie der Supraorbital- und Glabellarmuskulatur des Menschen. Experimentelle Bestimmung der Innervation des M. procerus nasi (M. depressor glabellae Virchow). *Ibid.* **62** (1926/1927). — Ders.: Comparative Anatomical Investigations on the Facial Musculature of the Whale. *Anat. Rec.* **35** (1927) 1. — Ders.: Correlation in the Evolution of Facial Musculature and the Cutaneous Field of the Trigemini in Mammals. *Ibid.* **42** (1929) 1. — Ders.: The Evolution of Mimetic Musculature and Facial Expression in the Primates. *Ibid.* **42** (1929) 1. — Ders.: Evolution of Facial Musculature and Cutaneous Field of Trigemini. *The Quarterly Review of Biology*, Part. 1, 5; Part. II, 5 (1930). — Ders.: Studies on the Organization of the Monotremes, contrasted with the Marsupials and Placentals. *Morph. Jb.* **66** (1931). — Ders.: Evolution of Facial Musculature and Facial Expression. Baltimore and London (1931). — Ders.: The Facial Musculature and its Innervation. (Hartmann and Strauss: The Anatomy of the Rhesus Monkey. Baillière, Tindall & Cox.) (1933). — Ders.: and W. Hughson: Experimental Studies on the Voluntary Motor Innervation of the Facial Musculature. *J. comp. Neur.* **42** (1926). — Jazuta, Konstantin: Zur vergleichenden Anatomie der Hautmuskulatur bei Säugetieren. 1. Mitteilung: Hautmuskulatur bei einigen Fleischfressern. *Anat. Anz.* **79** (1934). — Ders.:

Zur vergleichenden Anatomie der Hautmuskulatur bei Säugetieren. 2. Mitteilung: Halshautmuskulatur von einigen Nagetieren. Ibid. **79** (1935). — Ders.: Zur vergleichenden Anatomie der Hautmuskulatur bei Säugetieren. 3. Mitteilung: Halshautmuskulatur von einigen Huftieren. Ibid. **80** (1935). — Lightoller, G. S.: Facial Muscles. (The Modiolus and Muscles surrounding the rima oris with some Remarks about the Panniculus adiposus.) J. Anat. **60** (1925). — Ders.: The Facial Muscles of three Orang utans and two Cercopithecidae. J. of Anat. **63** (1928) Cambridge University Press. — Ders.: The Facial Musculature of some Lesser Primates and a Tupaia. A Comparative Study. Proc. zool. Soc. Lond. (1934). — Meinertz, Thydsen: Die Hautmuskulatur der Säugetiere. Untersuchungen über die Hautmuskulatur der Säugetiere mit besonderer Rücksicht auf das oberflächliche Facialisgebiet. I. *Cavia cobaya*. Morph. Jb. **69** (1932). — Ders.: Die Hautmuskulatur der Säugetiere. Untersuchungen über die Hautmuskulatur der Säugetiere mit besonderer Rücksicht auf das superfizielle Facialisgebiet. II. Das Kaninchen. 1. *Cutaneus maximus*, *Sphincter colli superficialis* samt *Platysma* und seine Derivate beim Kaninchen. Morph. Jb. **75** (1935). — Ders.: Die Hautmuskulatur der Säugetiere. Untersuchungen über die Hautmuskulatur der Säugetiere mit besonderer Rücksicht auf das superfizielle Facialisgebiet. II. Das Kaninchen. 2. *Sphincter colli profundus* und seine Derivate beim Kaninchen. Morph. Jb. **76** (1935). — Ders.: Die Hautmuskulatur der Säugetiere. Untersuchungen über die Hautmuskulatur der Säugetiere mit besonderer Rücksicht auf das superfizielle Facialisgebiet. II. Das Kaninchen. 3. *Nervus facialis*. Morph. Jb. **77** (1936). — Ders.: Die Hautmuskulatur der Säugetiere. Untersuchungen über die Hautmuskulatur der Säugetiere mit besonderer Rücksicht auf das superfizielle Facialisgebiet. III. Der Hase mit dem Kaninchen verglichen. Morph. Jb. **77** (1936). — Ders.: The Skin Musculature of the Greenland Lemming *Dicrostonyx groenlandicus*. (Traill.) Medd. om Grönland **131** (1941). — Ders.: Das oberflächliche Facialisgebiet der Nager (Disp.). Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. **67** (1941). — Ders.: Das superfizielle Facialisgebiet der Nager. IV. Die Muriden. I. *Epimys norvegicus* (Erxleben) und *Cricetus cricetus* (L.). Morph. Jb. **87** (1942). — Ders.: Das superfizielle Facialisgebiet der Nager. VI. Die Sciuriden. *Sciurus vulgaris* L. Z. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1. Abt. **112** (1943). — Ders.: Das superfizielle Facialisgebiet der Nager. IV. Die Muriden. 2. *Arvicola terrestris* und *Dicrostonyx groenlandicus*. Morph. Jb. **88** (1943). — Ders.: Das superfizielle Facialisgebiet der Nager. VI. Die Sciuriden. 2. *Marmota marmota* (L.). Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1. Abt. **112** (1943). — Ders.: Das superfizielle Facialisgebiet der Nager. V. Die Dipodiden. *Alactagulus pumilio* Kerr. Morph. Jb. **89** (1944). — Ders.: Das superfizielle Facialisgebiet der Nager. VII. Die hystricomorphen Nager. Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1. Abt. **113** (1944). — Ders.: Das superfizielle Facialisgebiet der Nager. VIII. *Bathyergini* Winge, sowie einige Bemerkungen über *Pedetes caffer* (Pall.). Morph. Jb. **90** (1951) Heft 2. — Ders.: The Superficial Facialis Musculature of the Greenland Musk-Ox, *Ovibos Moscatus*. Medd. om Grönland **107** (1954). —

Nikolai, Norbert: Über die oberflächliche Facialismuskulatur des Schweines (*Sus scrofa*). *Morph. Jb.* **93** (1953) Heft 4. — Priddy, Ralph and Arnold F. Brodie: Facial musculature, nerves and blood vessels of the hamster in relation to the cheek pouch. *Journal of Morphology*, Vol. **83** (1948) Nr. 2. — Ruge, G.: Über die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. *Morph. Jb.* **11** (1886). — Ders.: Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. Aus: Semon, Zoologische Forschungsreisen, Bd. II. Jena: Jenaische Denkschriften **5** (1895). — Ders.: Über das peripherische Gebiet des N. facialis bei Wirbeltieren. *Festschrift f. Carl Gegenbaur*, **3** (1896) Leipzig. — Ders.: Gesichtsmuskulatur und Nervus facialis der Gattung *Hylobates*. *Morph. Jb.* **44** (1911). — Schreiber, Hans: Die Gesichtsmuskulatur der Platyrrhinen. *Morph. Jb.* **60** (1928). — Ders.: Untersuchungen über die Facialismuskulatur einiger Nager. *Ibid.* **62** (1929). — Schulman, H.: Ein Beitrag zur Kenntnis der vergleichenden Anatomie der Ohrmuskulatur. *Öfversigt of Finska vetenskaps-societetens Förhandlingar* **33** (1890/1891). — Ueckermann: Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der *Xenarthra*. *Z. Zool.* **102** (1912). — Vraa-Jensen, Gustav Fr.: The motor nucleus of the facial nerve. København (1942). — Weed, Lewis H.: Problems of the Relation of Muscle and Nerve. *Bull. Johns Hopkins Hosp.* **40** (1927) 3.

Buchbesprechungen

Marinelli, W. und Strenger, A.: Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. I. Lieferung mit 65 Abb., S. 1—80. F. Deuticke (Wien), 1954.

Die vorliegende I. Lieferung erhält die deskriptive Anatomie von *Lampetra fluviatilis* (L.); unserem ursprünglichen Vorhaben nach, sollte sie gemeinsam mit der *Myxine* behandelnden Lieferung besprochen werden, doch sind wir von diesem Vorhaben abgegangen, da sich das Erscheinen des weiteren Heftes etwas verzögert hat. — Nach dem Plan des Werkes stellen die speziellen Tierformen gewidmeten Kapitel etwas erweiterte Kursanleitungen für den Studenten dar und sind daher von diesem Gesichtspunkt aus zu beurteilen. M. Wimmer hat durch ihre über alles Lob erhabenen Abbildungen dem Werk eine größere Bedeutung und allgemeineren Wert gegeben, als ihm die beiden Autoren anscheinend zudachten. Die Abbildungen sind nicht nur objekttreu und von einem hervorragenden künstlerischen Empfinden getragen, sondern auch „verstanden“. Man erkennt, daß die Zeichnerin sich auch der Mühe der Präparation zur eigenen Orientierung unterzog. Der Wert des ersten Bandes liegt ohne Zweifel auf der hervorragenden Bebilderung. — Die Anatomie des Tieres wird teils in sehr genauer Schichtenpräparation, teils nach Organsystemen vorgeführt, wobei der innere Zusammenhang durch eingeschobene funktionelle Betrachtungen (probranchialer Kopf und Branchialapparat) erhalten wird. Dadurch wird dem nach diesen

Anleitungen präparierenden Studenten verständlich, welchen Sinn die unbedingt nötige detaillierte Präparation hat. Außerordentlich genau wird der Kopf und Kiemenapparat besprochen, was voll zu verstehen ist, denn mit diesen Regionen verbinden sich bei den Agnathi für uns allgemeine morphologische Probleme. Dagegen kommen andere Organe und Organsysteme erheblich zu kurz. Man ist überrascht zu hören, daß zu den Beziehungssystemen Nervensystem, Körperflüssigkeit „und das alle Teile umhüllende und durchziehende Bindegewebe mit den eingelagerten Hartteilen“ (S. 50) gerechnet werden. Eine Begründung dieser Auffassung erwartet man im zweiten Band. Nach Ansicht des Referenten wird der Wert dieser Darstellung beeinträchtigt durch die an der Oberfläche bleibende teilweise fehlerhafte Darstellung des Gehirnes und der Sinnesorgane teilweise auch des Verdauungstraktes mit großen Drüsen. Diese können nur unter Berücksichtigung ihres mikroskopischen Baues in einer dem Studenten verständlichen Art dargestellt werden. Man begreift, daß der Umfang des Stoffes Beschränkung nötig macht, doch geht sie in diesem Falle leider auf Kosten des didaktischen Wertes. Histologie und mikroskopische Anatomie einerseits und makroskopische Anatomie andererseits mögen durch ihre Methodik unterschiedene Lehrdisziplinen sein, die aber vom Problem her gesehen, das die Methode bestimmt, untrennbar zusammen gehören. Im Interesse des Werkes wäre es sehr zu begrüßen, wenn in den nächsten Lieferungen hierin Abhilfe geschaffen würde. Es mutet doch sehr eigenartig an, wenn dem Studenten gesagt wird: „Primitiv ist wohl das vollständige Fehlen einer Kleinhirnbildung“ (S. 54, teilw. gesperrt). Seit etwa 50 Jahren weiß man, daß bei Flußneunaugen und ihren Verwandten ein Kleinhirn auftritt, das die typischen Zelltypen schon zeigt und für die Bewertung des Cerebellum sehr wichtige Faserverbindungen aufweist. Das ist aber nur durch Untersuchung von Schnittpräparaten zu erkennen. Dieses eine Beispiel zeigt, daß ohne Einbeziehung der mikroskopischen Anatomie ein solches Buch nicht den Ansprüchen genügen kann, die man berechtigt im Interesse des Studenten stellen darf. — Der Text ist in einem angenehmen, flüssigen Stil verfaßt, der niemals trocken wird und an den eines Vortrages erinnert. Mit bewundernswertem Geschick sind die Besprechungen der Abbildungen in den Text eingebaut. An manchen Stellen wäre eine klarere Fassung der Begriffe und Herausstellung der Zusammenhänge, die eben durch den „gesprochenen“ Stil nicht möglich war, wünschenswert. —

H. Hofer (Gießen).

Th. Haltenorth „Die Wildkatzen der alten Welt“. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft Geest u. Portig K.-G. 1953, 270 S. mit 117 Abb. und 2 Ausschlagtafeln. Gr.-8°; DM 18,—.

Das Werk ist für Zoologen, Tiergeographen, Tiergärtner, Jäger und Palaeontologen, aber auch für Tierzüchter von größtem Interesse und wurde daher in den einschlägigen Zeitschriften dieser Arbeitsrichtungen eingehend gewürdigt. Daß aber auch die vergleichende Anatomie an solchen Monographien, wie sie Haltenorth vorlegte, größtes Inter-

esse hat, nicht zuletzt weil die „Katze“ zum Versuchstier geworden ist, muß anscheinend erst betont werden. Worauf gründet nun das Interesse der vergl. Anatomie an solchen Säugermönographien? Wir kennen den Einfluß relativer und absoluter Größenverhältnisse auf anatomische Strukturen und wir sehen am Beispiel des Haushundes, welchen tiefen, die Gestalt verändernden Einfluß der Züchter im Laufe der Zeit auszuüben vermag. Die „Katze“ ist ein Typus, der trotz aller Einzelspezialisierungen dennoch den Gesamthabitus „Katze“ so sehr beibehält, daß die systematische Unterteilung zu einem heute noch nicht endgültig gelösten Problem werden konnte; wir müssen betonen, daß gerade die Untersuchung Haltenorths, die unter sehr schwierigen Bedingungen ausgeführt wurde, uns der Lösung dieser Frage erheblich näher gebracht hat, mindestens hinsichtlich der Wildkatzen der alten Welt. Hierin verhalten sich die Katzen anders als der Haushund und zeigen darum die Einflußnahme der Größenrelationen auf die Organgestaltung viel reiner als letzterer. An dem Beispiel „Katze“ kann der Anatom eindeutiger die Größeneinflüsse studieren als am „Hund“, der neben diesen noch die Beeinflussungen von Wuchsformen zeigt. Die Voraussetzung für die Arbeit des Anatomen ist aber die klarste Kenntnis der systematischen, tiergeographischen und phylogenetischen Gegebenheiten, also genau das, was Haltenorth, der sich seit Jahrzehnten mit der Katzensystematik befaßt, in dieser Monographie der Wildkatzen der Alten Welt bringt, Ref. will nur einen kurzen Überblick über das ansprechend geschriebene, von großer Materialkenntnis und imponierender Literaturbeherrschung zeugende Buch geben. Der angewendete Name für die Wildkatzen ist *Felis sylvestris* Schreber, 1777; die Art zerfällt in 40 Rassen, die sehr genau und eindrucksvoll abgehandelt werden. Die dazu gehörigen, als eigene Spezies aufgefaßten Sonderformen werden ausführlich abgehandelt, doch wird immer auf die materialbedingten Grenzen unseres Wissens hingewiesen. Schließlich finden sich Überlegungen zur Stammesgeschichte und zur Entstehung der Sonderformen und der Hauskatze. — Man kann dem Verf. nur danken für die gewissenhafte Zusammenstellung, die sicheres Wissen und begründete Vermutung wohl zu unterscheiden weiß und ein klares systematisches Bild auf modernen Gesichtspunkten beruhend eines einheitlichen und überaus formenreichen Stammes gibt. Die Ausstattung des Buches durch den Verlag ist gut; etwas mehr Sorgfalt bei der Behandlung der Photographien und getönten Zeichnungen wäre wünschenswert.

Hofer (Gießen).

